THE LIBRARY SMITHSONIAN INSTITUTION

THE LIBRARY SMITHSONIAN INSTITUTION

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

S 40.5 47

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPERIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR-ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS-SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

TOME SECOND

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Tous droits réservés

1909

210364

TABLE DES MATIÈRES

du tome second de la cinquième série

(635 pages, XII planches, 119 figures)

Notes et Revue

(2 numéros, XLIV pages, 21 figures)

Voir la Table spéciale des matières à la page XLIV

Fascicule 1

(Paru le 15 Août 1909)

A. POPOVICI-BAZNOSANU. — Étude biologique comparative sur quelques espèces d'*Osmia* (avec 19 fig. dans le texte) 1

Fascicule 2

(Paru le 15 Août 1909)

E. CHEVREUX. — Amphipodes. (Première série.) Biospeologica XII (avec pl. I et II) 27

Fascicule 3

(Paru le 10 Septembre 1909)

A. P. DUSTIN. — Contribution à l'étude du thymus des Reptiles; cellules épithéloïdes, cellules myoïdes et corps de Hassal (avec 5 fig. dans le texte et pl. III à V) 43

Fascicule 4

(Paru le 15 Septembre 1909)

M. ELMASSIAN. — Une nouvelle Coccidie et un nouveau parasite de la Tanche, *Coccidium Rouxi*, n. sp. *Zoomyxa Legeri* n. g., n. sp (avec 1 fig. dans le texte et pl. VI et VII) 229

Fascicule 5

(Paru le 15 Septembre 1909)

A. CH. HOLLANDE. — Contribution à l'étude du sang des Coléoptères (avec pl. VIII). 271

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule 6

(Paru le 10 Novembre 1909)

F. Marceau. — Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparée des muscles adducteurs des Mollusques acéphales (avec 91 fig. dans le texte et pl. IX à XII) 295

Fascicule 7

(Paru le 25 Novembre 1909)

R. Dubois. — Recherches sur la Pourpre et sur quelques autres pigments animaux (avec 3 fig. dans le texte) 471

Index alphabétique des matières 591

Fontenay-aux-Roses (Seine). — Imp, L. Bellenand. — 17.820

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET **E.-G. RACOVITZA**

PROFESSEUR-ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

DOCTEUR ÈS-SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

Tome II

NOTES ET REVUE

N° 1

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, Place de la Sorbonne, 3
1909

Smithsonian Institution
OCT 1 1909
National Museum

Prix : 1 fr. 50

TOME II. — NUMÉRO 1

Travaux originaux

I. — L. Roule. — La variation et la spécification des *Tropidonotus* d'Europe . . . . . p. I

II. — L. Bruntz. — Sur les néphrocytes des Orthoptères et la dénomination des cellules péricardiales. p. XVII

III. — Bibliothèque du Laboratoire Arago, Lettre **S** *(suite)* . . . . . p. XX

Les travaux destinés aux *Archives de Zoologie expérimentale* et aux *Notes et Revue* doivent être envoyés à l'un des directeurs (M. G. Pruvot, Laboratoire d'Anatomie comparée à la Sorbonne, Paris-Ve ; M. E.-G. Racovitza, 112, boulevard Raspail, Paris-VIe).

Les articles originaux, les notes préliminaires pour prendre date ou les mises au point des questions d'histoire naturelle, publiés dans les *Notes et Revue*, peuvent être rédigés en **français**, en **anglais**, en **allemand**, ou en **italien**, et sont rémunérés à raison de 10 centimes la ligne.

Les auteurs reçoivent gratuitement, brochés sous couverture spéciale, 50 exemplaires du tirage à part de leurs travaux. Ils peuvent, en outre, s'en procurer un nombre plus considérable, d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	la feuille
Les 50 exemplaires	5 fr.	7 fr. 50	10 fr.
Couverture avec titre, en sus :	5 —	5 —	5 —

auquel il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu.

Celui-ci varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. Mais à titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivants comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en phototypie ou lithographie, tirage en une seule teinte. 10 fr.
Planche gravée sur cuivre ou lithographie, en plusieurs couleurs. 20 fr.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur adjoint à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

5e Série, T. II. NOTES ET REVUE 1909 N° 1

I

LA VARIATION ET LA SPÉCIFICATION DES *TROPIDONOTUS* D'EUROPE

par M. Louis ROULE
Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.

I. La question taxonomique.

Les Ophidiens du genre *Tropidonotus* comptent, en Europe, parmi les plus fréquents. Ils comptent aussi parmi les plus remarquables, d'après leur œcologie habituelle. Ils vivent surtout aux abords des étangs, des canaux, des rivières; ils plongent aisément. L'expression vulgaire de « Couleuvres d'eau », et ses correspondantes dans les autres langues, expriment suffisamment de telles conditions. Et même, à en juger d'après une curieuse observation faite par BÖSE (1897), ces Serpents seraient capables d'aller en mer, offrant ainsi un remarquable début de l'adaptation thalassique, devenue permanente chez les Hydrophidés.

Ces habitudes donnent aux Tropidonotes une vie particulière, assez différente de celles des autres Colubridés, qui préfèrent, du

moins la plupart, les localités arides et sèches. Ils font des poissons leur nourriture ordinaire, et vont les pourchasser dans l'eau. Les pêcheurs ont assez souvent l'occasion de contempler les épisodes de l'affût et de la capture. Leur abondance, en plusieurs localités, les rend nuisibles à l'industrie piscicole et à la pêche. Aussi ces Ophidiens, pour ces diverses raisons, sont-ils des plus connus, et des plus fréquemment observés.

Les auteurs décrivent à l'ordinaire trois espèces européennes, dans le genre *Tropidonotus : T. natrix* L., *T. viperinus* Lat., et *T. tesselatus* Laur. Or, les caractères invoqués pour les distinguer, et les certifier, comportent une extrême capacité de variation ; au point que, s'il est possible, pour certains échantillons, d'établir avec précision une diagnose différentielle, on ne saurait agir de même pour beaucoup d'autres. Les auteurs, dans leurs descriptions, s'en tiennent à une moyenne de caractères, assez catégorique, où ils mentionnent la limite supérieure et la limite inférieure de certaines variations, et n'indiquent que rarement le degré de fréquence de ces dernières, ni leur mode maximum. Ils prennent, en outre, ces trois espèces comme ayant une égale valeur taxonomique, et s'attachent, de préférence, à les subdiviser en sous-espèces, ou en variétés *ex colore*. Ceci ne saurait suffire à une systématique serrée et ordonnée.

La variation est très répandue chez les Reptiles, notamment les Ophidiens et les Sauriens, au sujet de leurs couleurs, et du nombre de leurs écailles. La plupart des erpétologistes relèvent de semblables particularités, toutes les fois où elles se présentent. L'ouvrage classique de Boulenger (**1893**) marque, en cela, une époque dans la taxonomie erpétologique, car il contient sur ces faits des données nombreuses, prises, pour chaque espèce principale, sur une quantité assez forte d'échantillons. D'autres auteurs, opérant sur des documents plus restreints, l'ont précédé, ou l'ont suivi. Le résultat en est que les caractères spécifiques, tirés du revêtement tégumentaire, paraissent être, parfois, d'une fixité trop restreinte ; et l'on incline souvent, comme en ichthyologie, à chercher dans les détails anatomiques, ostéologiques surtout, des faits moins inconstants.

Mais, chez les Reptiles comme chez les Poissons, la capacité de variation existe tout aussi bien dans un sens que dans l'autre. Les cas en sont fréquents : telles sont les observations de Vaillant (**1905**) sur le squelette céphalique d'un Chélonien et celui d'un Crocodilien ;

celles de plusieurs auteurs, Cligny par exemple (1898) sur l'homœosis de quelques vertèbres ; celle encore de Bateson (1898) sur les doigts des membres postérieurs d'une Cistude américaine. Aussi, l'opinion de Vaillant est-elle des plus justes, qui s'attache à l'étude anatomique pour compléter la documentation taxonomique à l'égard des espèces, mais sans lui accorder une autorité supérieure, sous le prétexte d'une fixité plus complète, à l'étude des caractères extérieurs.

Ceux-ci, étant les premiers à s'offrir, sont ceux que l'on invoque le plus souvent. A l'égard des Reptiles, comme à celui des Poissons, ils sont valables d'ordinaire, et suffisants par établir la diagnose ; les dimensions relatives des parties du corps, le nombre et la structure des écailles et de leurs ornements, les couleurs variées, ont la capacité de présenter à la spécification une base convenable. A la condition, toutefois, de tenir compte des variations en tâchant de connaître leur valeur modale, et de construire leur courbe ; non pas seulement en mentionnant leurs limites ou leurs principales dispositions. Il convient d'examiner avec détail un très grand nombre d'exemplaires pris indistinctement; et non quelques-uns seuls, choisis de prime abord comme tranchant le mieux parmi les autres. Il faut encore revoir les descriptions des auteurs, et faire leur critique pour les reprendre en ce nouveau sens. Alors peut-on aboutir à une spécification plus complète, où la sériation des formes se laisse discerner. C'est à ce travail que je me suis livré sur les espèces européennes du genre *Tropidonotus*.

II. La variation substantielle.

Les qualités, auxquelles la variation substantielle (Bateson, 1894) est capable de s'adresser, sont nombreuses. Dans le cas actuel, et au sujet de la spécification, les principales peuvent se limiter à trois : la coloration ; l'indice céphalo-somatique, ou rapport des longueurs de la tête et du corps entier ; l'indice céphalique, ou rapport de la longueur et de la largeur de la tête.

Coloration. — La coloration se peut considérer de deux manières : dans son ensemble, ou dans certaines particularités caractéristiques.

Il n'est guère possible d'obtenir une approximation suffisante au sujet de la coloration générale : la diversité, trop grande, s'adresse à des détails trop restreints et trop changeants. Daudin (1802),

Schreiber (1875), Glückselig (1881), ont décrit les plus répandus, et les ont parfois désignés par des lettres conventionnelles. On observe toutefois quelques directions générales, dont les plus fréquentes sont signalées par les auteurs, et employées par eux pour créer des sous-espèces et des variétés. La variation mélanique est assez répandue. Son contraire est plus rare de beaucoup ; pourtant on a décrit à plusieurs reprises des individus albinos ; tels sont, à l'égard de *T. natrix*, et parmi les plus récents, les cas de Grijs (1901) et de Bernardi (1904) Une autre cause de variation consiste dans la régularisation, parfois complète, de certaines teintes, le jaune notamment ; ceci aboutit à former des bandes dorsales linéaires, à la place des mouchetures habituelles, ou en leur complément. Ces diverses sortes de la variation offrent d'intéressant qu'elles sont parrallèles. Ainsi, quant à la linéation, *T. natrix* offre une variété *bilineata* Bibr., *T. viperinus* une variété *aurolineatus* G., *T. tessellatus* des variétés *Vosseleri* Wern., *lineaticollis* Wern. ; quant au mélanisme, *T. natrix* a des variétés *nigra* Nordm. et *atra* Eichw., *T. tesselatus* a une variété *nigerrima* Wern.

Quelques particularités caractéristiques de la coloration fournissent le moyen, par contre, d'obtenir des indications numériques plus précises. Telle est celle des bandes transversales collaires et nucales de *T. natrix*, qui valent à cette espèce d'être désignée souvent par l'expression de *Couleuvre à collier*. Ce collier est double, en réalité. Il se compose de deux colliers successifs : l'un antérieur, de teinte claire, jaunâtre ou bleuâtre ; l'autre postérieur, plus foncé, brun ou franchement noir. La possession de ce double collier est souvent invoquée comme caractère spécifique. Or, il y a, sur ce point, matière à une variation étendue, qui va depuis la présence jusqu'à l'absence complète, en passant par la diminution latéro-ventrale, par la dimidiation médio-dorsale, enfin par la disparition des taches latéro-dorsales, derniers représentants de ces bandes colorées.

9 individus examinés à cet égard donnèrent 7 présences plus ou moins atténuées du collier antérieur contre 2 absences totales, et 8 présences plus ou moins atténuées du collier postérieur contre 1 seule absence. Le collier postérieur, de couleur foncée, serait donc plus fixe que le collier antérieur, de couleur claire.

En revanche, les cas de dimidiation dorsale sont de beaucoup plus fréquents sur le collier postérieur. Ils manquent sur l'antérieur,

ou sont peu marqués ; ce collier, lorsqu'il existe, consiste en une bande continue dorso-latérale, qui se confond par dessous avec la teinte ventrale de la région considérée. Sur 9 exemplaires, le collier postérieur a offert 3 cas où il s'interrompait sur la ligne médio-dorsale, et consistait seulement en deux taches nuco-latérales plus ou moins étendues.

Les deux colliers diffèrent donc quant à leur valeur modale. Celle-ci, pour le collier antérieur, correspond à la présence d'une bande transversale continue. Pour le collier postérieur, elle a deux coefficients : l'un de maximum, qui est aussi de bande transversale continue ; l'autre de minimum, relatif à la présence de deux taches, latérales et symétriques. Cette valeur ne semble point différer d'un sexe à l'autre.

Indice céphalo-somatique. — Cet indice est fourni par le rapport de la longueur l de la tête et de la longueur L du corps entier. La mesure l est prise depuis l'extrémité antérieure de la tête jusqu'au sillon collaire, la mesure L depuis l'extrémité antérieure de la tête jusqu'à la pointe terminale de la queue.

Sur 9 exemplaires de *T. natrix*, ces rapports sont exprimés par la série suivante :

$$\frac{l}{L} = \frac{15}{225} \quad \frac{14}{310} \quad \frac{20}{440} \quad \frac{20}{530} \quad \frac{24}{620} \quad \frac{28}{670} \quad \frac{31}{720} \quad \frac{32}{720} \quad \frac{45}{990}$$

où les chiffres donnent les dimensions en millimètres.

La série obtenue d'après 5 exemplaires de *T. viperinus* est :

$$\frac{l}{L} = \frac{12}{180} \quad \frac{16}{380} \quad \frac{23}{510} \quad \frac{26}{520} \quad \frac{32}{700}$$

La série de 5 exemplaires de *T. tessellatus* est :

$$\frac{l}{L} = \frac{14}{280} \quad \frac{18}{390} \quad \frac{18}{410} \quad \frac{20}{450} \quad \frac{34}{760}$$

Ces séries de rapports ne se ramènent qu'à une courbe unique de croissance, assez irrégulière de son début à sa fin, et ne prêtant, quant à la spécification, à aucune conclusion ferme. Les dimensions comparées de la tête et du corps ne sauraient donc, dans ce cas particulier, entrer ici en compte. — Il n'en est plus de même pour l'indice céphalique strict.

Indice céphalique. — Cet indice exprime le rapport de la longueur l à la largeur λ de la tête. La première mesure est prise depuis l'extrémité antérieure de la tête jusqu'au sillon collaire, la seconde d'une joue à l'autre au niveau du bord postérieur des scutelles frontales.

8 exemplaires de *T. natrix* donnent la série :

$$\frac{\lambda}{l} = \frac{6}{14} \quad \frac{7}{15} \quad \frac{10}{20} \quad \frac{13}{20} \quad \frac{12}{24} \quad \frac{19}{28} \quad \frac{19}{31} \quad \frac{27}{45}$$

5 exemplaires de *T. viperinus* donnent :

$$\frac{\lambda}{l} = \frac{5}{12} \quad \frac{8}{16} \quad \frac{11,5}{23} \quad \frac{13}{26} \quad \frac{17}{32}$$

5 exemplaires de *T. tesselatus* donnent :

$$\frac{\lambda}{l} = \frac{7}{14} \quad \frac{9}{18} \quad \frac{9}{18} \quad \frac{10}{20} \quad \frac{17}{34}$$

Ces séries, pour s'ordonner, doivent se classer en trois catégories :

1° Celle où la largeur λ de la tête est plus petite que la moitié de la longueur l : *T. natrix* donne 2 exemplaires sur 8, *T. viperinus* 1 sur 5, *T. tessellatus* 0.

2° Celle où la largeur λ de la tête égale la moitié de la longueur l : *T. natrix* donne 2 exemplaires sur 8, *T. viperinus* 3 sur 5, et *T. tessellatus* 5 sur 5.

3° Celle ou la largeur λ de la tête est plus grande que la moitié de la longueur l : *T. natrix* donne 4 exemplaires sur 8, *T. viperinus* 1 sur 5, et *T. tessellatus* 0.

Ces trois catégories, considérées et pesées à leur tour, conduisent au résultat suivant :

Les trois espèces européennes de *Tropidonotus* se groupent en deux types au sujet de l'indice céphalique.

Le premier type contient *T. viperinus* et *T. tessellatus*. La valeur modale de l'indice céphalique, ou du rapport $\frac{\lambda}{l}$, s'exprime sensiblement par $\frac{1}{2}$, quels que soient l'âge et les dimensions des individus.

Le second type renferme *T. natrix*. Le rapport $\frac{\lambda}{l}$ a deux valeurs modales. L'une est primitive, et souvent du jeune âge ; elle s'exprime

sensiblement par $\frac{1}{2}$, comme dans le type précédent. L'autre est ultérieure, et souvent de l'adulte ; elle s'exprime par une fraction supérieure à $\frac{1}{2}$, où le numérateur croît de façon plus rapide que le dénominateur.

En d'autres termes, les formes appartenant au premier type offrent une constance et une ressemblance que ne montrent point celles du second. Dans celui-là, la largeur de la tête est presque toujours égale à la moitié de la longueur, ou peu inférieur. Dans celui-ci, la largeur est bien ainsi chez la plupart des jeunes individus et quelques adultes ; mais la majorité de ces derniers présente, par contre, une amplification plus considérable de la largeur. Aussi les exemplaires âgés et de forte taille ont-ils une tête épaisse et large en arrière : tel celui dont le dessin significatif est donné par L. Bonaparte (1832-1841 ; n° 73, fig. 2).

III. La variation méristique.

La variation méristique (Bateson, 1894) a été étudiée, en ce qui concerne les écailles, chez la plupart des Ophidiens. Le traité classique de Boulenger (1893), les recherches déjà publiées avant son apparition, plusieurs mémoires du même auteur (1894, 1895), ou d'autres naturalistes ultérieurs tels que Lönnberg (1895), donnent sur ce sujet des renseignements circonstanciés. En ce qui concerne plus spécialement les espèces européennes du genre *Tropidonotus*, il faut mentionner les travaux de Prazak (1894, 1898) et de Gough (1903). Mais les séries ainsi données sont incomplètes ; elles expriment seulement les limites de la variation, et quelques-unes de ses dispositions particulières. Elles ne montrent point la courbe elle-même, ni ses modes, c'est-à-dire ce qu'il importe de connaître surtout.

Les séries suivantes portent sur les scutelles des principales sortes : gastrostèges, urostèges, supra-labiales, pré-oculaires, et post-oculaires. Celles de la première catégorie, impaires et médianes, s'étendent de la région jugulaire à l'anale. Celles de la seconde catégorie, paires et latérales, s'étendent de la région anale à l'extrémité caudale, et se disposent sur deux rangées contigües, symétriques. Celles des trois dernières sortes sont paires et latérales comme les précédentes, mais non toujours symétriques. Gough (1903) a juste-

ment appelé l'attention sur ces asymétries numériques assez fréquentes, dont il faut tenir compte dans l'évaluation méristique.

La possibilité de ces anomalies rend, du reste, peu sûre une telle évaluation en ce qui concerne cet ordre d'écailles. La précision est plus grande à l'égard des urostèges, surtout des gastrostèges, et c'est sur elles que doit porter l'évaluation principale.

Post-oculaires. — Selon Boulanger (1893), *T. natrix* aurait habituellement 3 plaques post-oculaires, et rarement 2 ou 4. La série suivante est obtenue d'après 11 individus : chacun de ses termes comporte deux chiffres, dont le premier se rapporte au côté gauche de la tête, et le second au côté droit.

T. natrix = 3-2, 3-3, 3-3, 3-3, 3-3, 3-3, 3-3, 3-3, 3-4, 4-3, 4-4.

La valeur modale est donc égale à 3. La quotité des cas d'asymétrie, par rapport aux normaux, est de 3 contre 11.

Les deux autres espèces donnent les séries suivantes :

T. viperinus = 2-2, 2-2, 2-2, 2-2, 3-2, 3-3, 3-3.

T. tessellatus = 2-2, 2-2, 2-2, 2-2, 2-2, 3-2.

La valeur modale est donc égale à 2 : Boulenger (1893) donne bien ce chiffre pour *T. viperinus*, mais non pour *T. tessellatus*, où il compte le nombre 3 pour habituel. Les échantillons que j'ai examinés offrent pourtant, et sur le nombre 2, une contenance presque complète. La quotité des cas d'asymétrie serait moins élevée que chez *T. natrix* ; elle est de 1 contre 7 chez *T. viperinus*, et de 1 contre 6 chez *T. tessellatus*.

Pré-oculaires. — Les séries suivantes, consacrées aux pré-oculaires, sont formulées de la même manière que les précédentes.

T. natrix = 1-1, 1-1, 1-1, 1-1, 1-1, 1-1, 1-2, 2-2, 2-2.

T. viperinus = 1-1, 1-2, 2-2, 2-2, 2-2, 2-2.

T. tessellatus = 1-1, 2-2, 2-2, 2-2, 2-2.

La valeur modale est donc égale à 1 pour *T. natrix*, à 2 pour *T. viperinus* et *T. tessellatus* : ces chiffres concordent avec ceux du traité de Boulenger (1891). Les cas d'asymétrie, un chez *T. natrix*, un chez *T. viperinus*, et point chez *T. tessellatus*, sont en nombre moindre qu'à l'égard des post-oculaires.

Supra-labiales. — Boulenger, dans son traité, donne à *T. natrix* 7 supra-labiales, 7 à *T. viperinus*, et 8 (rarement 7), à *T. tessellatus*. Or, les séries obtenues d'après les individus précédents dénotent

qu'il n'en est pas ainsi. Chez *T. natrix*, le chiffre 7 est bien celui de la valeur modale, mais 6 le serre de près, et les limites vont jusqu'à 5 dans un sens, à 8 dans l'autre ; 6 et 7 expriment le mieux la réalité. Par contre, chez *T. viperinus* comme chez *T. tessellatus*, 7 et 8 sont les nombres les plus fréquents.

Ceci n'a, toutefois, qu'une valeur secondaire, et ne devrait guère s'utiliser en taxonomie. Les cas d'asymétrie des supra-labiales sont plus répandus encore que ceux des préo-oculaires et des post-oculaires. Ces cas égalent la moitié environ des normaux, ou même dépassent cette proportion.

Urostèges. — Les urostèges, en revanche, donnent à leur évaluation méristique une portée plus grande, et plus certaine, en raison de la symétrie de leurs deux rangées contigües. Les deux sexes, dans les tableaux qui suivent, ont été séparés l'un de l'autre en chaque espèce, afin d'arriver à une précision suffisante dans l'appréciation des différences sexuelles ; M indique la sexualité mâle, et F la femelle. Un seul chiffre, exprimant le nombre total des urostèges d'une seule file, est donné pour chaque individu, et bien qu'il s'agisse de pièces binaires, car les deux files sont égales et symétriques.

T. natrix :

M = 55, 56, 60, 64, 65, 66, 67, 67, 71, 73, 74, 77, 79.

F = 50, 51, 53, 55, 56, 57, 58, 58, 58, 60, 60, 60, 61, 61, 62, 63, 63, 64, 64, 65, 70.

T. viperinus :

M = 55, 56, 59, 59, 61, 61, 62, 64, 64, 72.

F = 47, 47, 49, 50, 50, 50, 51, 53, 53, 53, 54, 57, 58, 68.

T. tessellatus :

M = 54, 59, 60, 62, 62, 63, 64, 64, 66, 68, 68, 69, 69, 69, 70, 71, 72, 77, 77.

F = 51, 54, 59, 60, 61, 62, 62, 64, 66.

Il est nécessaire, pour apprécier ces séries, d'employer la méthode des divisions fractionnées, et de relever le nombre d'individus contenus dans chacun des groupes séparés. La précision sera suffisante en procédant par groupes de 5.

T. natrix mâles. — 1 individu pourvu de 51 à 55 urostèges : 2 de 56 à 60 : 2 de 61 à 65 ; 3 de 66 à 70 : 3 de 71 à 75 : 2 de 76 à 80. La valeur modale est donc comprise entre 66 et 75, et se précède d'une

valeur moindre, allant de 56 à 65. L'ascension de la courbe de variation est faible.

T. natrix femelles. — 1 individu pourvu de 46 à 50 urostèges; 3 de 51 à 55 ; 8 de 56 à 60; 8 de 61 à 65 ; 1 de 66 à 70. La valeur modale est donc comprise entre 56 et 65, inférieure à celle des mâles: d'où différence sexuelle. En outre, la courbe de la variation subit une ascension brusque, passant rapidement de 4 individus munis de 46-55 urostèges à 16 individus pourvus de 56-65 de ces scutelles. La constance numérique est donc plus forte chez les femelles que chez les mâles.

T. viperinus mâles. — 1 individu pourvu de 51 à 55 urostèges; 3 de 56 à 60 ; 5 de 61 à 65 ; 0 de 66 à 70 ; 1 de 70 à 75. La valeur modale est entre 61 et 65 ; l'ascension de la courbe variante est assez faible.

T. viperinus femelles. — 6 individus pourvus de 47 à 50 urostèges ; 5 de 51 à 55 ; 2 de 56 à 60 ; 0 de 61 à 65 ; 1 de 65 à 70. La valeur modale est comprise entre 47 et 55, inférieure à celle des mâles; la courbe de la variation descend brusquement, dénotant une constance assez grande de ces caractères numériques. Les différences sexuelles existent aussi bien que chez *T. natrix*, et sont du même ordre.

T. tessellatus mâles. — 1 individu pourvu de 51 à 55 urostèges; 2 de 56 à 60 ; 5 de 61 à 65 ; 8 de 66 à 70 ; 2 de 71 à 75 ; 2 de 76 à 80. La valeur modale est entre 66 et 70 ; la courbe de la variation monte lentement.

T. tessellatus femelles. — 2 individus pourvus de 51 à 55 urostèges ; 2 de 56 à 60 ; 4 de 61 à 65 ; 1 de 66 à 70. La valeur modale est comprise entre 61 et 65, inférieure à celle des mâles. La constance paraît moindre, toutefois, que chez les femelles des autres espèces.

Gastrostèges. — Ces pièces impaires et médianes ont, en raison de leur grand nombre et de leurs dimensions, une importance considérable. Les tableaux suivants, qui leur sont consacrés, ont une notation semblable à celle des séries d'urostèges.

T. natrix :

M = 161, 163, 165, 166, 166, 168, 168, 175, 176, 176, 177.

F = 157, 157, 158, 161, 161, 165, 165, 165, 168, 168, 169, 170, 171, 172, 172, 173, 175, 176, 177.

T. viperinus :

M = 148, 149, 151, 151, 151, 151, 152, 152, 153, 154, 155, 155, 157.

F = 136, 151, 152, 152, 153, 153, 154, 154, 154, 154, 155, 156, 157.

T. tessellatus :

M = 154, 162, 163, 166, 166, 167, 168, 168, 170, 170, 170, 171, 176, 177, 178, 178, 182, 182, 187.

F = 157, 163, 163, 166, 166, 167, 168, 172, 173, 176.

La méthode des divisions fractionnées, employée pour les urostèges, permet également de faire, dans les séries des gastrostèges, un classement suffisant.

T. natrix mâles. — 3 individus pourvus de 161 à 165 gastrostèges ; 4 de 166 à 170 ; 1 de 171 à 175 ; 3 de 176 à 180. La série comprend deux valeurs modales : l'une, plus étendue, de 161 à 170 ; l'autre moins importante, de 176 à 180.

T. natrix femelles. — 3 individus pourvus de 156 à 160 gastrostèges ; 5 de 161 à 165 ; 4 de 166 à 170 ; 5 de 171 à 175 ; 2 de 176 à 180. La série n'a qu'une valeur modale, fort étendue, comprise entre 161 et 175 urostèges. Les deux types modaux des mâles ne se retrouvent point.

T. viperinus mâles. — 2 individus pourvus de 146 à 150 gastrostèges ; 10 de 151 à 155 ; 1 de 156 à 160. Une seule valeur modale, courte et caractéristique, de 151 à 155 gastrostèges.

T. viperinus femelles. — 1 individu pourvu de 136 à 140 gastrostèges ; 0 de 141 à 145 ; 0 de 146 à 150 ; 10 de 151 à 155 ; 2 de 156 à 160. Comme chez les mâles, la série ne montre qu'une valeur modale, courte et caractéristique, de 151 à 155 gastrostèges.

T. tessellatus mâles. — 1 individu pourvu de 151 à 155 gastrostèges, 0 de 156 à 160, 2 de 161 à 165, 8 de 166 à 170, 1 de 171 à 175, 4 de 176 à 180, 2 de 181 à 185, 1 de 186 à 190. Il y aurait deux valeurs modales, l'une prédominante et principale sur 166 à 170, l'autre plus secondaire sur 176 à 180.

T. tessellatus femelles. — 1 individu pourvu de 156 à 160 gastrostèges, 2 de 161 à 165, 4 de 166 à 170, 2 de 171 à 175, 1 de 176 à 180. Une seule valeur modale, de 166 à 170 comme la prédominante des mâles, au sommet d'une courbe de faible ascension et de faible descente.

En résumé, les valeurs modales, quant au nombre des gastrostèges, vont de 161 à 180 chez *T. natrix* mâles (avec dualité très nette) et de 161 à 175 chez les femelles. Elles se cantonnent de 151 à 155 chez *T. viperinus* mâles et femelles. Elles vont de 166 à 180 chez *T. tessellatus* mâles (avec dualité peu prononcée), et de 166 à 170 chez les femelles. *T. natrix* aurait donc la courbe de variation la plus étendue, et *T. viperinus* la plus courte. En outre, les mâles montrent une diversité numérique plus grande que les femelles, avec tendance à la plurimodalité, surtout évidente en ce qui concerne *T. natrix*.

IV. La notion de variation.

Ces documents, quoique incomplets, car ils s'adressent seulement à trois espèces d'un genre important, ont toutefois une certaine portée quant à la notion même de la variation et de ses causes. Ces trois espèces habitant ensemble, côte à côte, l'Europe, l'Afrique septentrionale et l'Asie occidentale, ne se rencontrent pas ailleurs, et occupent par suite, en Europe même, un vaste domaine où ne se trouve nul autre représentant du genre. Elles constituent, à l'égard de la distribution géographique, un groupe nettement déterminé.

La sexualité exerce sur la variation une influence indiscutable Les auteurs, Werner (1895) par exemple, mentionnent surtout, à cet égard, les différences dans la coloration et dans la forme de la queue. Ces dissemblances, bien qu'évidentes parfois, ne laissent point que de manquer souvent, ou même de se renverser ; il suffit de comparer entre eux, pour s'apercevoir du fait, deux lots assez considérables de mâles et de femelles appartenant à la même espèce. En revanche, les courbes de la variation méristique, surtout celles des urostèges et des gastrostèges, fournissent sur les différences sexuelles une appréciation plus complète et plus précise. Cette dernière se peut résumer, en fonction de la variation même, par cette assertion : que la variation est plus fréquente chez les mâles, moins chez les femelles, qui montrent une constance plus grande ; et que, dans un cas plus particulier, le nombre moyen des urostèges est plus élevé chez les mâles, moindre chez les femelles.

Werner (1902), Gadow (1903), accordent au milieu, notamment au climat, une importance considérable quant à la coloration des Reptiles et à sa variation. Ceci paraît probable au sujet des *Tropidonotus*, et surtout des variétés mélaniques de leurs espèces. Ces

variétés manquent, d'habitude, aux pays de plaines et de climats tempérés, ou bien y sont assez rares : elles deviennent plus fréquentes, ou parfois se rencontrent exclusivement, dans les régions montagneuses, et les climats plus chauds. Ces variétés sont surtout connues de l'Asie occidentale, du pourtour et des îles de la Méditerranée, enfin du massif Pyrénéen, qui montre ici, comme pour les Oiseaux et les Mammifères, une ressemblance remarquable avec la chaîne Caucasique.

Certaines variations sont corrélatives. L'un des exemples les plus frappants est celui du collier postérieur de *T. natrix*, qui s'atténue et disparaît à mesure qu'augmente le mélanisme du reste du corps.

Les trois espèces offrent également, sur leur coloration, des variations parallèles : la production de bandes longitudinales, et le mélanisme progressif.

L'action du milieu, en de tels cas, semble prépondérante. Il n'en est plus de même au sujet de la variation méristique, ou de la variation substantielle tenant aux proportions mêmes du corps. Les influences extérieures ne paraissent guère devoir s'invoquer, et il faudrait en appeler aux causes internes (Delage, 1903), telles que la cinétogenèse de Cope (1896). La plupart de ces variations suivent une direction déterminée : leur courbe s'élève progressivement à un maximum et redescend, soit de façon continue, soit en se relevant encore avant sa chûte finale. Moins apparentes que celles de la coloration, elles jouent pourtant, dans les conditions générales de la vie, un rôle plus considérable. Elles se révèlent par des augmentations ou des diminutions numériques de pièces multiples, par des changements de proportions dans diverses régions du corps ou par leur constance ; indépendantes de l'action directe du milieu, elles obéissent à une influence intérieure et réglée, dont on peut seulement apprécier, quant à ses résultats, quelques-unes des principales qualités.

V. La spécification.

Le genre *Tropidonotus* est l'un des plus importants parmi ceux des Colubridés. Boulenger, dans son catalogue (1893), lui reconnait 74 espèces. Son aire géographique est considérable : elle comprend tout l'ancien continent, le nouveau continent sauf l'Amérique du Sud, et le Nord de l'Australie. Les formes européennes sont les moins nombreuses de beaucoup ; elles vivent, à la fois, en Europe, dans

l'Asie occidentale, et dans le nord de l'Afrique : elles ont, par là, un caractère circa-méditerranéen des mieux marqués.

Les auteurs ont l'habitude de grouper ces formes en trois espèces : *T. natrix* L., *T. viperinus* Lat., *T. tessellatus* Laur. Plusieurs, en France notamment, leur ajoutent une quatrième, *T. chersoïdes* Wagl., D et B. Il me semble, d'après les descriptions, que l'on désigne sous ce nom des variantes parallèles appartenant à *T. viperinus* et à *T. tessellatus*, et caractérisées également par une commune linéation colorée dorsale.

Du reste les différences spécifiques ne sont pas très grandes entre *T. viperinus* et *T. tessellatus*, et moindres de beaucoup que celles qui les séparent ensemble de *T. natrix*. En raison de son extension, le genre *Tropidonotus* comprend plusieurs sous-genres ; *T. natrix* appartient à l'un deux (*Tropidonotus* s. str.) ; *T. viperinus* et *T. tessellatus* font partie d'un second (*Nerodia*). Malgré cette disparité, les auteurs décrivent ces trois espèces, et mentionnent leurs caractères propres, comme s'ils étaient d'égale valeur. Or, la biométrie dénote qu'il n'en est pas ainsi ; et les conclusions auxquelles elle conduit ont une réelle importance au sujet de la validité même des espèces en cause, ou de leurs variétés.

De ces trois espèces, *T. viperinus* est celle qui possède la quotité spécifique la plus restreinte et la mieux accusée. Elle a une stricte capacité unimodale. Si ses variations de teintes sont assez amples d'un individu à l'autre, en revanche sa variation méristique s'enserre dans des limites assez proches, et sa courbe montre un seul maximum bien accusé. Ainsi les uro-tèges vont, en moyenne et sauf extrêmes, de 55-55 à 72-72 chez les mâles, avec valeur modale de 61-61 à 65-65 : de 47-47 à 68-68 chez les femelles, avec valeur modale de 47-47 à 55-55. Les gastrostèges vont de 148 à 157 chez les mâles, avec valeur modale de 151 à 155 ; et, chez les femelles de 136 à 157, avec valeur modale de 151 à 155. Ce sont là les particularités les mieux affirmées de cette espèce ; les autres caractères, y compris celui du nombre des rangées d'écailles (21), étant plus fugaces et moins précis.

T. tessellatus est aussi une espèce unimodale, mais avec moins de rectitude et de concision que la précédente. Sa capacité de variation est plus grande ; les courbes présentent parfois deux maxima. Les principaux caractères distinctifs se peuvent prendre, mieux qu'ailleurs, en fonction du nombre des urostèges et des gastrostèges. En

moyenne et sauf extrêmes, le nombre des urostèges va, chez les mâles, de 54-54 à 77-77, avec valeur modale comprise entre 66-66 et 70-70 ; chez les femelles, de 51-51 à 66-66, avec valeur modale comprise entre 61-61 et 65-65. Les gastrostèges des mâles vont de 154 à 187, avec une valeur modale double de 166 à 170, puis de 176 à 180 ; et, chez les femelles, de 157 à 176, vec une seule valeur modale, de 166 à 170. Comparée à *T. viperinus*, *T. tessellatus* montre donc : des limites inférieures souvent plus élevées, des limites supérieures égales, ou plus élevées ; et des valeurs modales toujours plus élevées.

T. natrix, par contre, est franchement une espèce plurimodale, dont la capacité de variation est extrême. Elle embrasse, à elle seule, un champ presque aussi vaste que les deux précédentes réunies. En moyenne, et sauf extrêmes, le nombre des urostèges va, chez les mâles, de 55-55 à 79-79, avec valeur modale de 66-66 à 75-75 ; chez les femelles, de 50-50 à 70-70, avec valeur modale comprise entre 56-56 et 65-65. Le nombre des gastrostèges des mâles va de 161 à 177, avec deux valeurs modales, l'une de 161 à 170, l'autre de 176 à 180. Il va, chez les femelles de 157 à 177, avec valeur modale étendue de 161 à 175. L'indice céphalique a également deux valeurs modales, et non pas une seule. Les deux colliers caractéristiques sont capables de manquer à leur tour, ou de s'atténuer plus ou moins.

En somme, *T. natrix* est une espèce non parvenue à sa période d'équilibre, en voie de se transformer, et de donner lieu à plusieurs sous-espèces ; c'est surtout en elle que les auteurs décrivent le plus grand nombre de variétés, et leur attribuent parfois la valeur d'espèces véritables. — *T. tessellatus* et *T. viperinus* seraient de portée plus restreinte, et l'on peut les considérer, la seconde surtout, comme arrivées à leur période d'équilibre définitif. Leurs ressemblances, dénotées par la plupart de leurs caractères, entraîne à les considérer comme représentant les deux types extrêmes, et fixés, d'une seule et même espèce ancienne, dont les formes primitives, intermédiaires et variantes, auraient disparu. — *T. natrix*, en revanche, montre actuellement ce dernier état ; ses subdivisions sont encore reliées par des intermédiaires nombreux ; et, variables à leur tour, elles ne se distinguent point les unes des autres avec une netteté telle, qu'on puisse déjà les considérer comme des espèces valables.

Ainsi, les trois formes européennes et circa-méditerranéennes du

genre *Tropidonotus* n'ont point, dans cet habitat si étendu où toutes vivent partout, sauf une prédominance méridionale mieux marquée pour *T. viperinus* que pour les autres, une valeur identique, ni une égale signification. La biométrie, en leur sens, complète la taxonomie stricte, et permet d'aboutir à une appréciation plus exacte des choses de la spécification.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1894. Bateson. — Materials for the study of variation (London).

1897-98. Bateson. — Progress in Study of Variation; Science Progress (London).

1892. Baur. — Das Variiren der Eidechsen-Gattung *Tropidurus* auf den Galapagos-Inseln (Festschrift für Leuckart, Leipzig).

1904. Bernardi. — (*Bolletino del Naturalista collettore;* Sienne. T. XXIV).

1854. Bibron. — (V. Dumeril).

1832-41. Bonaparte. — Iconografia della Fauna italica. T. II (Rome).

1897. Böse. — Tropidonotus in Meerwasser (*Zoologischer Anzeiger.* T. XX).

1893. Boulenger. — Catalogue of the Snakes in the British Museum (London).

1893. Boulenger. — On the variations of the Smooth Snake (*Coronella austriaca*) (*The Zoologist.* T. XVIII).

1895. Boulenger. — On the variations of the Viper (*Vipera berus*) in Denmark (*The Zoologist*, T. XIX).

1898. Cligny. — Variation homœotypique unilatérale chez l'Orvet (*Anatomischer Anzeiger.* T. XIV).

1896. Cope. — The primary factors of organic evolution (Chicago).

1802. Daudin. — Histoire naturelle des Reptiles (Paris).

1903. Delage. — L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale, 2e éd. (Paris).

1854. Duméril et Bibron. — Erpétologie générale (Paris).

1842. Eichwald. — Fauna caspio-caucasica (*Nouveaux Mémoires de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou.* T. III).

1903. Gadow. — Evolution of the colour-patten and orthogenetic variations in certain Mexican Species of Lizard (*Proceed Roy. Soc. of London*, 1903).

1903. Gough. — On the Anomalous Snakes in the Collections of the Zoological Institute, Strassburg (*Zoologische Jahrbücher, Systematik.* T. XVII).

1901. Grijs. — (*Der Zoologische Garten* ; Frankf.-a.-Mein. T. XLII).

1900. Lehrs. — Die Dalmatiner Würfelnatter (*Natur und Haus.* T. VIII).

1895. Lönnberg. — On the variation and distribution of the Smooth Snake (*Coronella austriaca*) in Sweden (*Biologisches Centralblatt.* T. XV).

1840. Nordmann. — Voyage (de Demidoff) dans la Russie méridionale et la Crimée.
1811-31. Pallas. — Zoographia rossa-pontica.
1893. Prazak. — Synopsis Vertebratorum Bohemiæ.
1898. Prazak. — Systematische Uebersicht der Reptilien und Batrachier Böhmens (*Zoologische Jahrbücher, Systematik*. T. XI).
1875. Schreiber. — Herpetologia europœa.
1904. Tornier. — (*Sitzungsb. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde*, Berlin, 1904).
1905. Vaillant. — Variations observées sur le crâne... (*Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle*. T. XI).
1895. Werner. — Ueber sekundäre Geschlechtsunterschiede bei Reptilien (*Biologisches Centralblatt*. T. XV).
1897. Werner. — Ueber einige noch unbeschriebene Reptilien und Batrachier (*Zoologischer Anzeiger*. T. XX).
1897. Werner. — Ueber Reptilien und Batrachier ans Togoland, Kamerun, und Tunis (*Verhandl. d.-KK. Zool. bot. Gesellsch. in Wien*, T. XLVII).
1902. Werner. — Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier (*Biologisches Centralblatt*. T. XXII).
1904. Werner. — Ueber Reptilien und Batrachier aus West-Asien (*Zoologische Jahrbücher, Systematik*. T. XIX).
1906. Zugmayer. — Beiträge zur Herpetologie von Vorder-Asien (*Zoologische Jahrbücher, Systematik*., T. XXIII).

II

SUR LES NÉPHROCYTES DES ORTHOPTÈRES ET LA DÉNOMINATION DE CELLULES PÉRICARDIALES

par L. Bruntz

Les néphrocytes des Insectes sont des cellules closes groupées généralement dans le voisinage du septum péricardique ou réparties dans le tissu adipeux. Ces éléments sont caractérisés par la faculté qu'ils possèdent d'éliminer le carmin ammoniacal injecté dans la cavité générale.

Chez les Orthoptères, Kowalewsky (1892), Cuénot (1896), Métalnikoff (1896) et Sussloff (1906) ont décrit des néphrocytes à carminate. D'après Cuénot, ils « revêtent en entier les muscles aliformes et les parois du cœur, parfois le septum péricardial ». Ces *néphrocytes péricardiaux* ne sont autres que les *cellules péricardiales* de tous les auteurs.

Ayant récemment constaté (Bruntz, 1908) que chez les Thysanoures, les néphrocytes n'étaient pas uniquement localisés dans le voisinage du sinus péricardique, j'ai recherché s'il n'existait pas une disposition analogue chez les Orthoptères.

J'ai constaté que, sauf chez les Forficules (*Forficula auricularia* L.), *les Orthoptères possèdent, indépendamment de l'amas important de néphrocytes péricardiaux, d'autres néphrocytes présentant les mêmes caractères que les premiers, mais diversement disposés suivant les groupes.*

Chez la Blatte (*Periplaneta orientalis* L.), on trouve deux petits amas de néphrocytes placés chacun à la base des pattes de la première paire et deux gros amas disposés symétriquement dans la région céphalique, au niveau de la lèvre inférieure. Ces néphrocytes sont portés sur des fibres conjontives qui réunissent les ganglions sous-œsophogiens à la base de la lèvre inférieure.

Chez la Mante (*Mantis religiosa* L.), il existe des amas importants de néphrocytes *autour des glandes salivaires*, dans la région frontale, dans la lèvre inférieure et ses palpes, et à la base des pattes de la première paire.

Autour des glandes salivaires, on peut constater sur une dissection ou mieux sur des coupes, que les lobules des glandes salivaires sont délimités par des traînées de néphrocytes colorés en rouge par du carminate éliminé. Ces néphrocytes dessinent un réseau et doublent extérieurement les cellules glandulaires ou accompagnent de fines trachées et les canalicules excréteurs des lobules.

Cette remarquable disposition d'un réseau de néphrocytes autour des glandes salivaires de la Mante était jusqu'ici inconnue chez les Insectes. Elle mérite d'être rapprochée de celle que Duboscq (1899) a signalée chez les Lithobies et les Géophiles.

Dans la région frontale, dans la lèvre inférieure et à la base des pattes, les néphrocytes tapissent des faisceaux musculaires et bordent des lacunes sanguines.

Chez les Acridiens (*Stenobothrus lineatus* Panzer., *Caloptenus italicus* L., *Œdipoda cœrulescens* L.), les néphrocytes sont plus ou moins abondants suivant les espèces. On rencontre de *nombreux néphrocytes autour des glandes salivaires* et de petits amas de ces cellules excrétrices à la base des trois paires de pattes.

Autour des glandes salivaires, les néphrocytes sont disposés en réseau comme chez les Acridiens. A la base des pattes, ils sont sup-

portés par les muscles de ces appendices ou mêlés aux œnocytes placés sous les téguments.

Chez les Locustaires (*Decticus verrucivorus* L.), on trouve des néphrocytes dans la tête où ils forment de gros amas disposés entre des faisceaux musculaires placés à la base des antennes, et des amas de moindre importance dans la région d'insertion de la lèvre supérieure, des mâchoires et de la lèvre inférieure. De nombreux néphrocytes sont encore groupés à la face ventrale du thorax principalement à la base des deux premières paires de pattes où ils forment un revêtement aux petites branches trachéennes qui s'entrecroisent dans ces régions.

Chez de jeunes larves indéterminées de Locustaires, j'ai vu les néphrocytes présenter une autre disposition. Ils forment un collier autour de l'œsophage et se réunissent en petits amas placés à la base des trois paires de pattes.

Chez le Grillon (*Gryllus domesticus* L.), il existe des néphrocytes épars. Ils sont disposés isolément ou groupés, en petit nombre, en bordure du tissu adipeux. On en rencontre dans tout le corps, mais ils ne sont abondants que dans la tête et particulièrement dans les appendices buccaux.

Les exemples que je viens de citer, joints à tous ceux précédemment connus où les néphrocytes à carmin ammoniacal sont épars dans le tissu adipeux (larves d'Odonates, d'Atylotus, etc.) montrent que l'on doit abandonner cette idée classique que les néphrocytes des Insectes sont toujours des « cellules péricardiales ». A la vérité, l amas péricardial est le plus important, il est constant dans le groupe (Bruntz, **1902**), mais les cellules excrétrices peuvent présenter les répartitions les plus diverses. Assurément bien des histologistes s'occupant d'insectes ont dû rencontrer dans leurs coupes de tels amas de néphrocytes, mais n'ayant pas employé la méthode des injections physiologiques, ils n'ont pas su reconnaître leur véritable signification et les ont confondu avec le reste du tissu adipeux.

(Laboratoire d'Histoire naturelle de l'École supérieure de Pharmacie, le 13 juillet 1909).

III

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

S *(Suite)*

SEMPER (C.). — Zoologische Aphorismen, Leipzig, 1871.

SEMPER (C.). — Ueber Generation-Wechsel bei Steinkorallen, Leipzig, 1872.

SEMPER (C.). — Ueber die Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Anneliden, Würzbourg, 1874.

SEMPER (C.). — Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen, Würzbourg, 1874.

SEMPER (C.). — Einige Bermerkungen über die « Nephropneusten » v. Iherings, Würzburg, 1877.

SEMPER (C.). — Kurze anatomische Bemerkungen über *Comatula*.

SEMPER (C.). — Ueber die Wachsthums-Bedingungen des *Lymnaeus stagnalis*, Würzburg.

SERVAIN (G.). — Malacologie des environs d'Ems et de la vallée de la Lahn, Paris, 1869.

SEWERTZOFF (A.). — Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten, Moscou, 1895.

SICARD (H.). — Recherches anatomiques et histologiques sur le *Zonites algirus*, Paris, 1874.

SICARD (H.). — Eléments de zoologie, Paris, 1883.

[1] Voir NOTES ET REVUE, [3] Tome IX, nos 2, 3, 4, 5. [3] Tome X, nos 2, 3, 6, 7. [4] Tome I, nos 1, 2, 5, 8, 9. [4] Tome II, nos 2, 4, 7, 8, 11. [4] Tome III, nos 1, 2, 4, 5, 7. [4] Tome IV, no 2. [4] Tome V, nos 1, 3, 4. [4] Tome VIII, no 1, 2, 3, 4. [4] Tome IX, no 1. [5] Tome I, no 1, 2 et 3.

Paru le 12 Août 1909.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 29, Rue Delambre, Paris (XIVe) — Téléph. : 704-75

Les *Archives de Zoologie expérimentale et générale* avec leur supplément les *Notes et Revue* paraissent par fascicules de dimensions variables, mais chaque volume contient au moins quarante feuilles de texte, de nombreuses figures et des planches en noir ou en couleur.

PRIX DE L'ABONNEMENT :

Paris.	50 fr.
Départements et Étranger	52 fr.

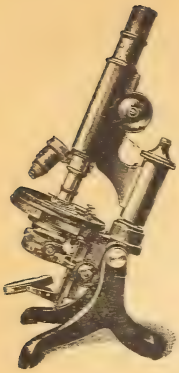
Le prix des volumes complets et cartonnés est de 52 fr.

Les fascicules sont vendus séparément. Pour la vente et l'abonnement s'adresser à la librairie A. Schulz, 3, Place de la Sorbonne, Paris-v^e^.

Tous les livres ou mémoires qui seront envoyés à la Direction seront signalés dans la première feuille à paraître des Notes et Revue, *sans préjudice d'une analyse ultérieure.*

TARIF DES ANNONCES :

	Pour 1 numéro 500 ex.	Pour l'année 6000 ex.
1 page	15 fr.	50 fr.
1/2 —	12 fr.	30 fr.
1/4 —	7 fr.	20 fr



MICROGRAPHIE - BACTERIOLOGIE

E. COGIT & Cie

36, Boulevard Saint-Michel, Paris

CONSTRUCTEURS D'INSTRUMENTS ET D'APPAREILS POUR LES SCIENCES

Ateliers et Magasins d'expédition : 25, rue Denfert-Rochereau

Dépôt pour la France des Microscopes E. Leitz

Microtomes MINOT et Microtomes de toutes marques. — *Produits chimiques et colorants spéciaux pour la Micrographie et la Bactériologie.* — Dépôt des Produits de GRUBLER et Cie, de Leipzig. — Etuves à culture. Autoclaves. Installations complètes de Laboratoires. Milieux de cultures stérilisés. — Nouveaux appareils LATAPIE pour la séparation du Sérum du sang.

Nouvel appareil microphotographique COGIT

Téléphone 812-20

Impressions Artistiques

PHOTOTYPIE

J. BIENAIMÉ

REIMS

Illustration d'Ouvrages d'Art et de Science

Diplômes — Catalogues — Programmes

CARTES POSTALES

FONTENAY-AUX-ROSES (SEINE) — IMP. L. BELLENAND

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET **E.-G. RACOVITZA**

PROFESSEUR-ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

DOCTEUR ÈS-SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

Tome II

NOTES ET REVUE

N° 2

et dernier du Tome second

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, Place de la Sorbonne, 3
1909

Prix : 2 francs

TOME II. — NUMÉRO 2

et dernier du Tome second

Travaux originaux

IV. — B. Collin. — Sur deux formes nouvelles d'Infusoires discotriches (*avec 2 fig.*). . . . . p. XXI

V. — P. Hallez. — La Sagitta du Portel (*Sagitta inflata* Grassi, *var.*) (*avec 5 fig.*) . . . . . p. XXIX

VI. — B. Collin. — Sur la symétrie et l'orientation morphologique des embryons d'Acinétiens (Note préliminaire) (*avec 14 fig.*). . . . . p. XXXIV

VII. — Bibliothèque du Laboratoire Arago, Lettre **S** *(suite)*. . . . . p. XLI

Table spéciale des Notes et Revue du Tome second de la cinquième Série . . . . . p. XLIV

Les travaux destinés aux *Archives de Zoologie expérimentale* et aux *Notes et Revue* doivent être envoyés à l'un des directeurs (M. G. Pruvot, Laboratoire d'Anatomie comparée à la Sorbonne, Paris-Ve ; M. E.-G. Racovitza, 112, boulevard Raspail, Paris-VIe).

Les articles originaux, les notes préliminaires pour prendre date ou les mises au point des questions d'histoire naturelle, publiés dans les *Notes et Revue*, peuvent être rédigés en **français**, en **anglais**, en **allemand**, ou en **italien**, et sont rémunérés à raison de 10 centimes la ligne.

Les auteurs reçoivent gratuitement, brochés sous couverture spéciale, 50 exemplaires du tirage à part de leurs travaux. Ils peuvent, en outre, s'en procurer un nombre plus considérable, d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	la feuille
Les 50 exemplaires	5 fr.	7 fr. 50	10 fr.
Couverture avec titre, en sus :	5 —	5 —	5 —

auquel il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu.

Celui-ci varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. Mais à titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivants comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en phototypie ou lithographie, tirage en une seule teinte. 10 fr.
Planche gravée sur cuivre ou lithographie, en plusieurs couleurs. 20 fr.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
Professeur adjoint à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA
Docteur ès sciences
Sous-Directeur du Laboratoire Arago

5e Série, T. II. **NOTES ET REVUE** *1909. N° 2*

IV

SUR DEUX FORMES NOUVELLES D'INFUSOIRES DISCOTRICHES

par B. Collin

Préparateur à la Station Zoologique de Cette.

I. *Opercularia Faurei* n. sp.

J'ai rencontré cet intéressant Vorticellien fixé aux articulations des pattes et à la base des pièces buccales d'un Hydrophile (*Hydrophilus piceus* L.) provenant d'un fossé aux environs de Cette (marais de Frontignan). Il se trouvait en compagnie d'autres espèces du même groupe et de plusieurs Acinétiens (*Acineta linguifera*, *Tokophrya quadripartita*, *T. ferrum-equinum*, etc.). — Occupé plus spécialement de l'étude de ces derniers, je n'ai pu lui accorder sur le moment toute l'attention désirable. Sur dix autres exemplaires du même coléoptère, capturés exactement au même endroit et à quelques jours de distance, il me fut impossible d'en retrouver un seul individu.

Je me contenterai donc d'en donner la description sommaire.

renvoyant à quelqu'autre occasion plus heureuse une étude approfondie que mériterait à la fois sa grande taille et ses caractères de structure.

Les colonies sont peu nombreuses, étalées en rosettes de 6 à 8 individus au plus, portés par un court style rameux, trapu, à striation longitudinale très nette (due au faisceau massif de tigelles squelettiques, comme chez les autres espèces du genre), mais sans trace d'articulations. Parfois l'ensemble a pour socle un pédoncule plus gros, fixé par une base aplatie et élargi vers le sommet, composé de même de tigelles squelettiques, mais d'aspect un peu différent, de couleur plus ou moins ambrée ; ce n'est autre chose que le style abandonné d'une grosse *Tokophrya*, commensale du même hôte (*T. ferrum-equinum*), au sommet duquel est venu se fixer l'individu fondateur. La longueur du corps en pleine extension, mesurée du point d'insertion au style jusqu'au sommet de la zône adorale peut atteindre et dépasser 800 μ.

Le tégument, assez épais, est finement annelé dans le sens transversal, comme chez la plupart des formes du même groupe. La zône adorale comprend, comme partout ailleurs, deux membranes ondulantes parallèles, plus ou moins frangées en membranelles à leur bord libre et enroulées en hélice autour de l'axe qui les supporte. Mais au lieu d'un tour de spire ou un tour et demi, comme c'est le cas ordinaire, elles décrivent ici *cinq tours complets*, dont le dernier aboutit au pharynx. Ces tours multiples ne sont pas enroulés dans un plan, comme chez *Epistylis* (*Campanella*) *umbellaria* (seul exemple connu jusqu'ici) mais étagés le long d'un axe comme les pas d'une vis. Le disque, extrêmement allongé, s'est développé en un appendice cylindrique, légèrement oblique par rapport à l'axe du corps et quatre fois plus haut que large. Quand l'animal se rétracte, cette sorte de trompe disparaît brusquement dans l'ouverture du péristome, sous l'action de puissants myonèmes que l'on suit facilement à sa base et qui se continuent probablement jusque vers son sommet, de plus en plus atténués. En cet état, le « disque » ne forme plus qu'un mamelon conique, à peine plus haut que large, montrant, comme autant de gradins, les cinq tours de la spire.

Après un profond vestibule à l'entrée duquel la coupe optique de la membrane ondulante externe donne, selon l'illusion bien connue, l'aspect d'une soie rigide, commence (sans limites marquées) le

pharynx suivi d'un renflement œsophagien en ellipsoïde allongé au pôle inférieur duquel se forment les vacuoles alimentaires. Le

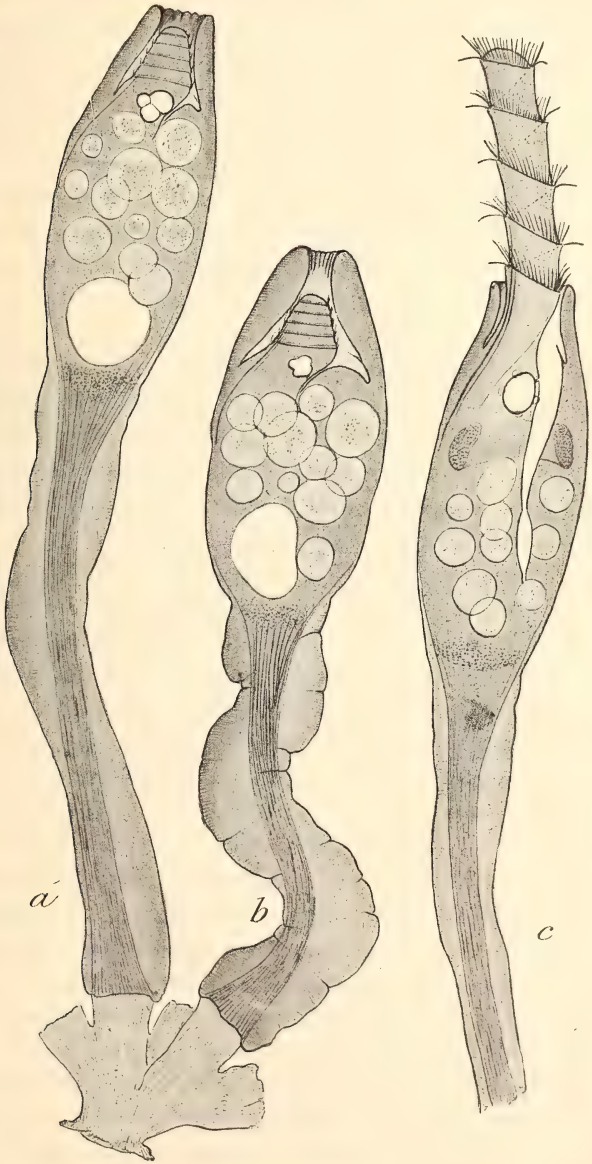


Fig. 1.
Opercularia Faurei, n. sp. (× 225.

nombre de celles-ci (qui criblaient littéralement l'endoplasme sur les individus examinés) nous garantit le bon fonctionnement de l'hélice adorale, si anormalement développée. Celle-ci ne vibre pourtant, pendant les périodes d'extension, que par intermittences et les temps de repos, en étalement rigide, sont relativement très longs. La vésicule pulsatile s'ouvre directement dans la première moitié du vestibule, par un canal unique, peut-être deux, et provient de la confluence de plusieurs vacuoles annexes; elle reste longtemps profondément lobée et l'on y voit parfois de fins tractus (fig. 1 *a*), comme si la fusion tardait à s'effectuer; elle n'acquiert que peu avant la systole son contour sphérique et, à ce moment, les vacuoles formatrices pour la diastole suivante ont déjà pris naissance (fig. 1 *c*).

Le noyau est en fer à cheval assez court, orienté transversalement, un peu au-dessous de la vésicule. Un amas de cytoplasme fibrillaire, avec granules de sécrétion lui donnant un aspect foncé, limite inférieurement l'endoplasme ; c'est l'équivalent du *tonomitôme* signalé chez beaucoup d'espèces au pôle inférieur du corps, au point où s'épanouit le faisceau des myonèmes basilaires.

C'est ici, en effet, que s'arrête, *au point de vue physiologique*, le corps proprement dit, siège des phénomènes d'ingestion, d'assimilation et de cyclose, équivalent en somme à la presque totalité d'un Vorticellien ordinaire. Le reste de l'animal, sa région postérieure, comprenant les 2/3 au moins de sa longueur totale, s'étire en une sorte de pédoncule de diamètre moitié moindre, entièrement rempli d'un cytoplasme fin, très dense, sans inclusions. Les auteurs s'accordent à considérer comme « plasma cortical », chez un *Carchesium*, une *Vorticella* ou une *Epistylis*, toute la zône inférieure du corps extérieure aux myonèmes. Le cytoplasme qui entoure le faisceau contractile sur toute sa longueur chez *O. Faurei*, se montre, tant par sa position que par ses caractères de structure, absolument homologue et doit par conséquent recevoir le même nom. Les myonèmes qui le traversent semblent agglomérés en un cordon cylindrique où l'on reconnaît pourtant sans peine l'indépendance de chacun d'eux : l'image est celle d'un paquet de cordelettes tendues ensemble entre deux points d'attache communs et se chevauchant plus ou moins le long de leur parcours, plutôt que d'un ruban unique, même fibrillaire, comme le *Spasmonème* des Vorticelles. A leur partie basale, tous ces éléments divergent en cône

pour prendre insertion sur le style, ou plus exactement sur le « collier du style » (bourrelet périscopulien). A l'état d'extension complète, le faisceau musculaire parcourt à peu près l'axe du manchon cytoplasmique qui l'enveloppe comme un gaîne (fig. 1 *c*, mais dans la rétraction (fig. 1 *a*, *b*) il imprime à ce dernier une une forme sinusoïde avec plissements tégumentaires, lui-même occupant la ligne de plus court trajet, donc de moindre courbure ; il devient par là nettement excentrique.

La région postérieure du corps ainsi différenciée devient presque l'équivalent, quant au *rendement mécanique*, d'un véritable pédoncule contractile de Vorticellien supérieur, ayant presque les mêmes effets. Il n'est pas jusqu'à la forme spiralée dans la rétraction, si avantageuse pour augmenter l'amplitude du déplacement produit, qui n'apparaisse ici comme à l'état d'ébauche. Elle constitue, du reste, simplement, le résultat nécessaire de la contraction des myonèmes, ainsi qu'il est facile de s'en convaincre par une expérience très simple : un tube de caoutchouc (à parois suffisamment épaisses pour être un peu rigide) est trversé dans toute sa longueur par une ficelle arrêtée au moyen d'un nœud, à l'une de ses extrémités ; si l'on opère sur l'autre une traction (c'est l'équivalent de la contraction du faisceau musculaire), on incurve nettement tout le tube en spirale.

Fauré-Fremiet (**1905**) a décrit chez *Carchesium* et *Vorticella* une curieuse disposition des baguettes squelettiques en rampe hélicoïdale à l'intérieur du style. Cette structure (absente, du reste, chez *Zoothamnium* qui possède un faisceau strié tubulaire), doit certainement contribuer à favoriser l'enroulement régulier du style, à en perfectionner le mécanisme. Elle n'en est pas la raison d'être, la cause déterminante, et représente plutôt (à en juger par ce qui se passe chez *Opercularia Faurei*) une structure secondaire, postérieure à la faculté d'enroulement, et engendrée sous son influence par mécanomorphose.

Au point de vue morphologique, de par sa constitution et l'origine des parties qui le composent, l'appareil de rétraction d'*Opercularia Faurei* est de tous points l'homologue du « cordon central » du style chez l'un quelconque des trois genres susindiqués ; l'un et l'autre, en effet, comprennent : le faisceau musculaire résultant de la convergence des myonèmes basaux, un axe plasmatique plus ou moins différencié et le revêtement tégumentaire. Ils sont donc, l'un et l'autre, au même titre, *un segment spécialisé du corps*.

La seule différence (elle est toutefois capitale) réside dans les rapports de position : dans le premier cas, l'appareil contractile est produit par l'élongation du corps lui-même dans sa région inférieure qui donne insertion au style ; il est donc *suprastylaire* et *suprascopulien*. Dans le deuxième cas, c'est un prolongement du pôle aboral pénétrant à l'intérieur du style, prenant son point d'attache à la base de celui-ci, protégé par lui comme par un fourreau et s'accroissant avec lui ; il est *intrastylaire* et *infrascopulien*.

C'est pour cette raison que l'on ne saurait considérer ces deux appareils, malgré leur équivalence morphologique et fonctionnelle, comme représentant des stades évolutifs placés sur une même ligne phylogénique.

L'origine des Vorticelliens contractiles vrais (tribu des CONTRACTILIA) est d'ailleurs jalonnée d'une manière très satisfaisante par les genres *Rhabdostyla*, *Intranstylum*, où l'on suit le développement et la muscularisation progressive du prolongement du corps à l'intérieur du style (FAURÉ-FREMIET 1905). *O. Faurei* apparaît au contraire comme un représentant hautement évolué, une forme extrême pour pour ainsi dire, parmi les Vorticelliens non contractiles (tribu des ACONTRACTILIA) auxquels elle appartient sans conteste par son style massif et ses caractères d'ensemble, du type Operculaire. Son appareil de rétraction, homologue de ceux réalisés dans l'autre série, aboutissant par convergence aux mêmes effets, s'est créé sur un type absolument nouveau et par une voie différente. C'est en somme comme une autre solution du même problème biologique.

Étant donnés les caractères très spéciaux de la nouvelle espèce que je viens de décrire, on pourrait se demander s'il n'était pas nécessaire de créer à son profit une désignation générique nouvelle. M. Fauré-Fremiet, à qui je suis heureux d'en offrir la dédicace, a bien voulu examiner mes croquis et m'indiquer son opinion : par les caractères de la spire adorale, *O. Faurei* lui paraît représenter « la forme la plus évoluée qui puisse être, le couronnement, pour ainsi dire » d'un petit groupe d'*Opercularia* distingué par lui (E. FAURÉ, 1904) sous le nom de « *Cochlearia* », à cause de la forme en « *vis* » présentée par le disque, forme bien différente de celle en « *opercule* » des autres espèces. Ce groupe ne comprend actuellement qu'une Operculaire figurée par BÜTSCHLI (*Protozoa* du « Bronn's Thier-Reich » pl. LXXIV, fig. 10) comme espèce indéterminée,

peut-être nouvelle, et quatre espèces nouvelles décrites par M. Fauré-Fremiet (**1904**) dans le travail déjà cité.

L'auteur ne s'étant pas prononcé sur la valeur générique du groupe *Cochlearia* et réservant cet examen pour une révision d'ensemble ultérieure, je n'ai pas l'intention de trancher ici la question. J'emploierai donc ce terme comme désignant, provisoirement du moins, un sous-genre et la forme que j'ai décrite y prendra place sous le nom d'*Opercularia* (*Cochlearia*) *Faurei*.

II. *Opercularia medians* n. sp.

J'adopte d'autant plus volontiers les conclusions de M. Fauré-Fremiet relatives à la position systématique de l'espèce précédente, que j'ai le plaisir de pouvoir les confirmer par un fait : j'ai eu l'occasion d'observer en même temps que *O. Faurei*, et sur le même hôte, mais cette fois en extrême abondance, une autre forme, nouvelle aussi, qui montre jusqu'à l'évidence combien il serait impossible de séparer par une coupure générique *O. Faurei* des autres Operculaires du groupe *Cochlearia*; elle établit entre elles une transition continue et sert de moyen-terme, de trait d'union pour ainsi dire. Je l'appellerai pour cette raison : *Opercularia* (*Cochlearia*) *medians*. Elle forme à la face ventrale des Hydrophiles, des colonies nombreuses, sur un style dichotome assez long, subissant par intervalles réguliers des arrêts de croissance qui le rendent fort distinctement « articulé », comme chez quelques autres espèces du genre (cf. *O. articulata*).

Les individus sont de taille plutôt grande (presque moitié moindre pourtant que dans l'espèce précédente) et leur longueur en extension est d'environ 470 μ. Leur forme est très allongée et leur port particulièrement élégant. La spire adorale décrit autour du disque très nettement cylindrique, plus ou moins évasé vers le sommet, environ 1 tour 1/2, puis encore à peu près autant à l'intérieur du vestibule. Le pharynx est relativement court, sans renflement œsophagien marqué ; le noyau en fer à cheval transversal en entoure la base et la vésicule contractile s'ouvre un peu au-dessus. La région inférieure du corps s'atténue insensiblement, sans qu'il soit possible d'établir, comme chez *O. Faurei*, de délimitation précise entre le corps proprement dit et une sorte de pédoncule purement contractile. Les myonèmes, peu après leur insertion basale, convergent

pour s'unir en un faisceau cylindrique parallèle à l'axe du corps, mais toujours plus ou moins latéral même à l'état d'extension

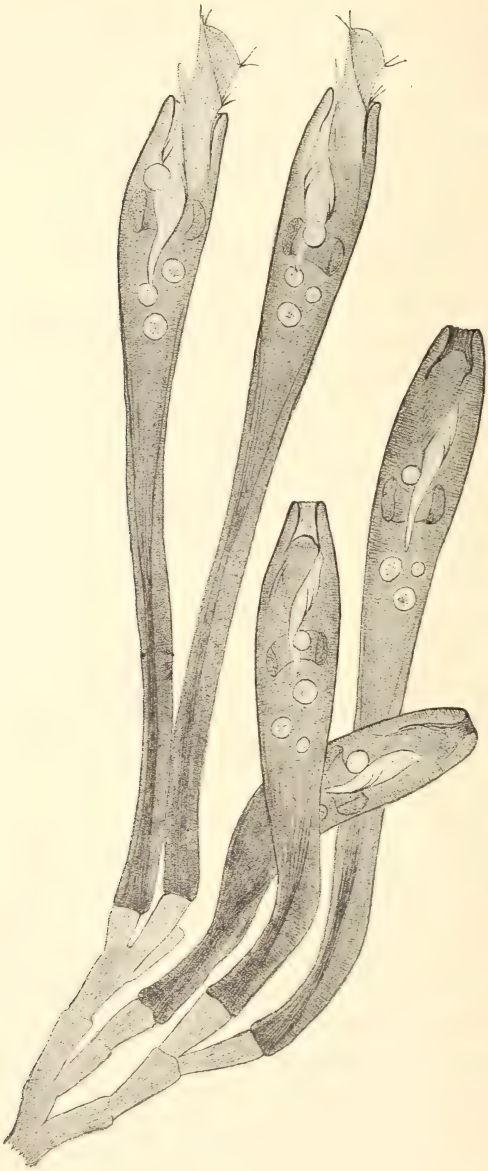


Fig. 2,

Opercularia medians n. sp. (× 225)

complète ; dans la rétraction, leur raccourcissement inégal suivant les diverses génératrices du corps, imprime souvent à celui-ci une inflexion latérale caractéristique qui n'a pas lieu dans l'autre espèce (voir fig. 2, à droite). Ils divergent ensuite insensiblement vers la région supérieure, sans donner lieu à cet épanouissement soudain en forme de corbeille qui fixe d'ordinaire la place du tonomitôme. Celui-ci paraît d'ailleurs peu développé et diffus ça et là dans toute la région inférieure, d'aspect plus sombre. — Très commun sur *Hydrophilus piceus*, du marais de Frontignan.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1889. Bütschli (O.) In « Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs », I *Protozoa*, 3.

1904. Fauré (E.). — Note sur un groupe nouveau d'*Opercularia*. (*Arch. Anat. microsc. VII.*)

1905. Fauré-Fremiet (E.). — La structure de l'appareil fixateur des *Vorticellidæ*. (*Arch. f. Protistenk unde VI.*)

V

LA SAGITTA DU PORTEL

(*SAGITTA ENFLATA* GRASSI, Vté)

par Paul Hallez

Professeur à la Faculté des Sciences de Lille.

Dans presque toutes les pêches pélagiques de surface que nous faisons dans le Pas-de-Calais, on trouve des Chœtognathes et souvent en abondance quand la mer est calme. Ainsi suis-je surpris de ne les voir figurer dans aucun catalogue de la faune boulonnaise. Dans son *Manuel de la Faune de Belgique* (**1895**), Aug. Lameere signale comme assez rare les *Sagitta hexaptera* d'Orb. (= *bipunctata* Krohn) et *S. bipunctata* Quoy et Gaimard (= *germanica* Leuck et Pagenst.). D'autre part dans sa « Faune de France » (**1899**), A. Acloque indique comme vivant dans la Manche la *Sagitta claparedi* Slabber qui appartient au genre *Spadella*. Les nombreux exemplaires du Portel que j'ai examinés appartiennent à une même espèce qui doit être considérée comme très commune.

En général les diverses espèces de *Sagitta* ne se distinguent les unes des autres que difficilement. On ne peut guère les déterminer qu'en tenant compte d'une certaine moyenne de caractères plus ou moins secondaires et le plus habituellement variables d'un individu à un autre, dans une mesure parfois assez large. C'est ce qui a été surtout mis en évidence par le travail de Fowler (**1906**) qui, bien loin de chercher à multiplier inutilement les genres, comme l'a fait Abric (**1905**), s'est appliqué à montrer les variations individuelles et, par une étude comparée des espèces décrites, à établir un certain nombre de synonymies et à restreindre ainsi le nombre des espèces.

Fig. 1.

Aspect de l'animal montrant la position des principaux organes, notamment de la couronne ciliée et du ganglion ventral.

Les trois genres établis par Langerhans (**1880**) et admis généralement suffisent aux besoins de la systématique. L'espèce du Portel appartient au genre *Sagitta*.

A première vue elle ressemble à *S. minima* Grassi, mais ses nageoires sont plus développées, l'intervalle qui sépare la paire antérieure de la paire postérieure est moins grand, elle a 8 à 9 crochets au lieu de 6 à 7, 3 à 5 dents antérieures au lieu de 3 à 4, 8 à 12 dents postérieures au lieu de 7 à 8, et surtout elle manque des cœcums intestinaux antérieurs et des brides dites mésentériques transverses qui sont caractéristiques de *S. minima* et dont Doncaster (**1903**) a fait connaître la véritable signification.

Caractères. — Tête large, nettement distincte du tronc. Deux yeux. Corona ciliata petite, presque entièrement sur la tête. Corps un peu plus large vers le milieu, s'atténuant progressivement surtout en arrière, très transparent. Longueur totale maxima 13^{mm}. Segment caudal représentant le quart de la longueur totale du corps. Ganglion ventral petit, plus rapproché des nageoires antérieures que de la tête. Téguments minces.

Nageoires antérieures courtes, ayant leur plus grande largeur un peu en arrière du milieu de leur longueur, nettement séparées des

nageoires postérieures. Celles-ci, sensiblement plus longues et plus larges que les nageoires antérieures, présentent leur maximum de largeur vers le niveau du septum génital ; elles intéressent à peu près autant le tronc que le segment caudal et n'atteignent pas tout à fait les vésicules séminales. Nageoire caudale large, tronquée, s'étendant jusqu'à la partie postérieure des vésicules séminales.

Vésicules séminales allongées et fortement en saillie quand elles sont pleines. Ovaires courts, n'atteignant pas la partie antérieure de la deuxième paire de nageoires. Le double courant des éléments spermatiques dans le segment caudal s'observe très bien sur l'animal vivant. Sur les côtés du corps, les éléments se dirigent d'arrière en avant jusqu'au septum, à partir duquel ils forment, dans chaque moitié du segment caudal, un double courant central dirigé d'avant en arrière.

Fig. 2.
Crochets d'un individu de 12 millimètres.

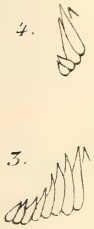


Fig. 3 et 4.
Fig. 3. — Dents postérieures d'un individu de 7mm.
Fig. 4. — Dents antérieures du même individu.

Crochets en forme de lames grêles, larges à la base, fortement courbées et à pointes petites, au nombre de 8 chez les adultes. Dents postérieures pointues, étroitement serrées les unes contre les autres à leur base, au nombre de 12 chez les adultes. Dents antérieures assez semblables aux postérieures, mais plus petites, au nombre de 5 chez les adultes. Contour du vestibule avec petites proéminences et présentant, du côté externe, une apophyse bien marquée.

Fig. 5.
Contour du vestibule.

Pour étudier les dents et les crochets, de manière à pouvoir établir sûrement les formules de divers individus, il est nécessaire de traiter la tête par la potasse. Dans le tableau suivant, le chiffre placé après le signe + indique le nombre des dents ou des crochets en voie de formation.

Formules :

Longueur totale du corps en millimètres	Longueur de la queue par rapport à la longueur totale.	Nombre des crochets.	Nombre des dents antérieures.	Nombre des dents postérieures.
—	—	—	—	—
2	$\frac{11}{100}$	6 + 2	2	3
5	$\frac{18}{100}$	7 + 1	4 + 1	7 + 1
6	$\frac{21}{100}$	7 + 1	5	7 + 2
7	$\frac{23\text{-}25}{100}$	8 + 1	4 + 1	8 + 1
12	$\frac{25}{100}$	8 + 1	5	10 + 2
13	$\frac{25}{100}$	8	5	12

Les caractères énumérés ci-dessus sont ceux de *Sagitta enflata* Grassi. C'est d'ailleurs à cette espèce qu'on est conduit en suivant la table de détermination de Strodtmann (1892).

Mais en comparant les individus du Pas-de-Calais avec ceux d'autres provenances, on remarque quelques différences.

D'après les descriptions de Grassi (1883), la formule des spécimens de Naples et de Madère est la suivante :

20	$\frac{25}{100}$	9	6 à 9	9 à 11

D'après Aida (1897), les exemplaires de Misaki (Japon) ont pour formule :

12	$\frac{17 \text{ à } 20}{100}$	9 à 10	6 à 8	10 à 11

D'après Fowler (**1906**), les exemplaires de Siboga (Sumatra) ont pour formule :

9 à 29	$\frac{16 \text{ à } 25}{100}$	7 à 9	6 à 10	9 à 16

et la formule des spécimens qui, par leur taille, se rapprochent davantage de ceux du Portel est :

11 à 13	$\frac{18 \text{ à } 23}{100}$	8	8 à 9	11 à 14

Quant à *Sagitta flaccida* Conant (**1896**) de Bahama que Fowler (**1906**) identifie, avec raison je crois, à *S. enflata* Grassi, sa formule est :

13 à 18	$\frac{17}{100}$	8 à 9	7 à 8	10 à 12

On voit donc que la race du Portel se distingue des spécimens des diverses provenances connues de la même espèce, par le nombre relativement restreint de ses dents antérieures qui ne dépasse jamais 5, par son corps plus svelte, moins enflé, par sa taille plus petite, et par la position du ganglion ventral qui est plus rapproché de la nageoire antérieure.

OUVRAGES CITÉS

1880. P. Langerhans. Die Wurmfauna von Madeira. III (*Zeitsch. f. w. Zool.* Bd. XXXIV).

1883. Grassi. Die Chœtognaten (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*).

1892. Strodtmann. Die Systematik der Chœtognathen (*Arch. f. Naturg.* Bd. LVIII).

1896. Conant. Notes on the Chœtognaths (*Ann. and Mag. of. Nat. Hist.* 6° S. Vol. 18).

1897. Aida. Chœtognaths of Misaki Harbor (*Annot. Zool. Japan.* T. I).

1903. Doncaster. On the Development of Sagitta, with notes on the Anatomy of the adult. (*Quart. Journ. Micr. Sc.* N. S. Vol. 46).

1905. Abric. Sur la systématique des Chœtognates (*C. R. Ac. Sc. Paris.* T. 141, p. 222-224).

1906. G.-H. Fowler. The Chœtognatha of the Siboga-Expedition with a Discussion of the Synonymy and Distribution of the Group (*Sibogo-Expeditie.* XXI).

VI

SUR LA SYMÉTRIE ET L'ORIENTATION MORPHOLOGIQUE DES EMBRYONS D'ACINÉTIENS

(*Note préliminaire*)

par B. Collin

I. Unité du type fondamental.

Il est classique de distinguer, chez les Infusoires tentaculifères, trois types d'embryons caractérisés par la disposition de leur appareil ciliaire ; on les dit *holotriches*, *hypotriches* ou *péritriches*, R. Sand (**1901**) y ajoute même les embryons « *mérotriches* » et « *podotriches* ».

Partant d'une forme bien connue d'embryon péritriche, celui de *Tokophrya cyclopum* (Clap. et Lachm.), j'ai montré (**1908**) qu'il est parfaitement homologue, dans la structure de ses parties, avec un stade libre (microgamète par ex.) de Vorticellien quelconque. J'indiquais en outre que les autres formes d'embryons, si dissemblables en apparence, pourraient probablement se ramener au même plan fondamental plus ou moins altéré par des adaptations variées. L'étude des embryons nageurs d'un grand nombre d'espèces (dont quelques-uns non encore observés) est venue prouver la légitimité de ces conclusions. Les figures ci-jointes formeront une sorte de tableau synoptique, synthétisant mes résultats.

Tout embryon d'Acinétien possède un *axe morphologique* constant, perpendiculaire au plan des couronnes vibratiles ; cet axe détermine un *pôle supérieur* ou *apical*, correspondant au pôle oral d'un Infusoire discotriche et portant très souvent un rang oblique de longs cils (zône adorale rudimentaire). Le *pôle inférieur* ou *basal*, pourvu d'un amas de sécrétion granuleux, souvent irradié, et parfois d'une ventouse, indique d'une manière absolue le point où aura lieu la fixation, puis la sécrétion du style, si l'espèce en possède ; il correspond au pôle aboral, porteur de la *scopula* chez l'ancêtre vorticellien.

II. Variations dans la série.

Les formes les plus primitives, à considérer comme typiques, sont évidemment celles qui ont conservé la symétrie radiaire par rapport à leur axe et se fixent verticalement. Ce sont par exemple : *Choanophrya infundibulifera* Hartog (fig. 1) dont l'embryon, en

ovoïde allongé, possède une ceinture ciliaire submédiane à 4 rangs de cils ; *Tokophrya cyclopum* (Clap. et Lachm) (fig. 2) de même structure, mais dont l'axe vertical est tantôt sensiblement plus élevé, tantôt plus court que l'axe transversal ; *T. quadripartita* (Clap. et Lachm.) (fig. 3) très semblable aussi, mais avec 3 vacuoles contractiles dont une inférieure et 2 supérieures ; (le pôle inférieur

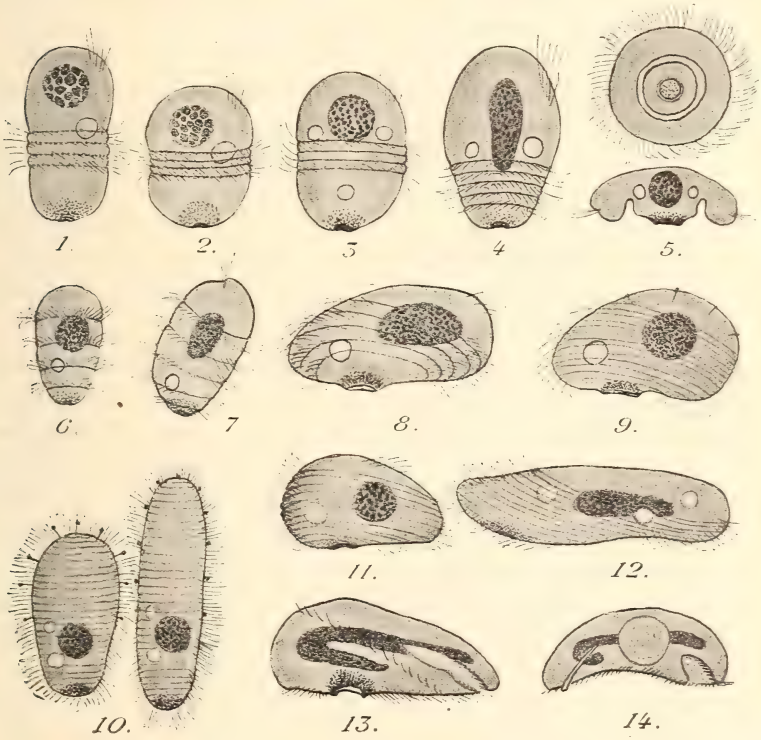


Fig. 1.

Diagrammes de quelques embryons d'Acinétiens : 1. *Choanophrya infundibulifera* ; 2. *Tokophrya cyclopum* ; 3. *T. quadripartita* ; 4. *T. Infusionum* ; 5. *T. Steinii* (face et profil) ; 6. *Pseudogemma Fraiponti* ; 7. *Acineta fœtida* ; 8. *A. tuberosa* ; 9. *A. papillifera* ; 10. *Tokophrya limbata* ; 11. *Metacineta mystacina* ; 12. *Tok. elongata*. 13. *Ephelota gemmipara* ; 14. *Hypocoma acinetarum*.

est parfois, ainsi que dans l'espèce précédente, légèrement asymétrique et plus ou moins incurvé). *Tok. infusionum* (Stein) (fig. 4) possède un embryon plutôt cylindroconique, pourvu de 2 vacuoles contractiles latérales et d'une ceinture ciliée à 5 rangs, beaucoup plus rapprochée du pôle inférieur. Toutes ces formes possèdent une

« zône adorale » très nette. — Par suite de leur structure, elles nagent en pleine eau, comme les Vorticelles, le pôle inférieur en avant; leur progression, accompagnée d'une rotation en hélice allongée autour de leur axe, est rapide et devient plus hésitante quand s'approche le temps de la fixation.

Tokophrya Steinii (Clap. et Lachm.) (fig. 5) est remarquable par ses curieux embryons complètement disciformes, aplatis à la façon des Trichodines et rampant comme elles à la surface de leur support; leur déplacement s'effectue dans le sens latéral. La ceinture locomotrice est une frange puissante, comprenant peut-être plusieurs rangs de cils très rapprochés, insérés sous un rebord à la partie marginale de la face inférieure du corps. Celle-ci dont le centre proémine en ventouse (futur point de fixation) est divisée par un sillon profond en deux couronnes concentriques d'épaisseur à peu près égale; l'animal possède, avec un noyau sphérique, 2 à 3 vacuoles contractiles et, peut-être, à la face supérieure, une zône adorale très régressée.

L'exemple d'une évolution dans un sens tout opposé nous est offert par l'embryon interne de *Tokophrya limbata* (Maupas) (fig. 10); il est allongé selon l'axe et pourvu au pôle supérieur de tentacules déjà nombreux, visibles au moment même de sa sortie; il peut d'ailleurs les rétracter (sauf la capitation terminale qui demeure saillante) et changer en même temps de forme pour devenir longuement cylindrique (fig. 10, à droite). C'est son aspect pendant la nage, d'ailleurs peu énergique, hésitante et de courte durée; ses longs cils mous, disposés en nombreuses rangées circulaires parallèles et équidistantes, couvrent le corps de haut en bas. Les anciens auteurs l'auraient décrit comme « holotriche »; il dérive pourtant nettement des formes « péritriches » citées plus haut, par le simple accroissement numérique des couronnes ciliaires.

Acineta patula Clap. et Lachm. développe (cette fois par bourgeonnement externe) un embryon de structure absolument identique à celui de *T. limbata*, pourvu comme lui de tentacules; sa forme est seulement un peu plus trapue. Ce n'est pas du reste, soit dit en passant, la seule affinité entre ces deux espèces.

Pseudogemma Fraiponti n. g. n. sp. [1] émet un très petit embryon

[1] Je désignerai sous ce nom les « diverticules générateurs » décrits par FRAIPONT sur *Acineta divisa* (=*patula* Cl. et L.) puis revus par KEPPEN sur *A. tuberosa* et *A. papillifera*. Ils se rencontrent aussi sur *Tokophrya limbata* et constituant en réalité un genre nouveau d'Acinétiens ectoparasites, pourvus d'un style rudimentaire qui s'implante dans le cytoplasme de leur hôte.

ovoïde (fig. 6) portant 4 couronnes de cils, relativement fort espacées, et revêtant ainsi près des 2/3 de sa hauteur.

L'embryon d'*Acineta fœtida* Maupas (fig. 7.) présente une structure analogue, avec 5 rangs de cils, plus une « zône adorale » insérée dans une excavation au voisinage immédiat du pôle supérieur. Seulement, par suite d'un développement prépondérant sur l'une de ses faces, il cesse d'être complètement symétrique selon son axe, pour ne l'être plus que par rapport à un plan vertical antéro-postérieur passant par cet axe ; en d'autres termes, il est devenu *bilatéral*. Aussi, au lieu de la nage en pleine eau que réalisent les formes précédentes, il prend plus volontiers contact avec les surfaces et s'y déplace en tournoyant, pivotant sur son pôle inférieur à la façon d'une toupie, avec l'axe du corps dirigé obliquement en arrière.

C'est là le point de départ d'une transformation complète de la symétrie, beaucoup plus avancée chez l'espèce toute voisine : *A. tuberosa* Erhenberg, qui en offre d'ailleurs, selon les exemplaires, des degrés très différents. Ici (fig. 8) l'axe morphologique est fortement incurvé, les rangs de cils sont devenus très obliques et le corps s'est allongé en ovoïde *dans le sens transversal* (donc à 90° de sa direction primitive) différenciant ainsi deux extrémités, antérieure et postérieure, qui répondent au sens de la reptation. On dirait que l'embryon, comme gêné par sa hauteur trop grande et peu stable sur sa pointe, ait peu à peu versé en arrière, ainsi qu'on la représente dans le schéma bien connu sur la dérivation des Mollusques gastéropodes à partir d'un archétype patelliforme.

Acineta papillifera Keppen (fig. 9) avec un embryon plus massif, pourvu de rangs de cils plus nombreux (12 à 15 en moyenne) est un autre exemple du même phénomène. Dans cette espèce et dans la précédente, l'extrémité antérieure répond au pôle pointu de l'ovoïde, c'est le contraire exactement pour l'embryon externe de *Metacineta mystacina* (Ehrenberg) (fig. 11) plus aplati dans le sens dorsiventral et présentant vers l'avant son maximum d'épaisseur. C'est encore au même type qu'il convient de rapporter l'embryon cylindrique de *Tokophrya elongata* (Clap. et Lachm.) extrêmement allongé dans le sens transversal et tronqué obliquement à l'avant qui relève comme l'extrémité d'un sabot (fig. 12) ; c'est vers ce point, tout à fait à la partie antérieure de la face ventrale, mais toujours au centre des couronnes ciliaires, que se trouve reportée la ventouse, premier

rudiment du style. L'axe morphologique atteint ici son maximum d'obliquité.

Le même aplatissement dorsiventral combiné avec un allongement dans le sens transversal, peut cependant s'effectuer sans altérer aussi profondément la symétrie : on aboutit alors aux embryons classiques, plus réguliers, en lentille elliptique, de *Dendrocometes* et *Stylocometes*. Ces formes rappellent de très près, la dernière surtout, le stade libre des *Lagenophrys*.

Il reste à parler maintenant, pour terminer cette série des embryons d'Acinétiens, des deux formes les plus évoluées, fort aberrantes en apparence : les embryons d'*Ephelota* et le genre *Hypocoma*. Elles représentent l'une et l'autre un type d'adaptation extrême à la vie rampante[1]. En ayant déjà parlé dans une précédente note (1907) je me contenterai de rappeler brièvement les faits morphologiques les plus indispensables ici :

L'embryon d'*Ephelota gemmipara* (Hertwig) (fig. 13) présente, comme celui de *A. tuberosa* ou de *T. elongata*, à la fois l'aplatissement dans le sens dorsiventral et l'allongement transversal avec extrémités antérieure et postérieure différenciées, la première plus large et plus obtuse. La face dorsale convexe porte une « zône adorale » relativement bien développée (un rang de gros cils disposés obliquement sur les côtés du corps) tandis que la face ventrale très aplatie ou même excavée, montre un revêtement ciliaire en ellipses concentriques, équivalent de la ceinture ciliaire des embryons « péritriches ». En son centre morphologique c'est-à-dire plus près de l'extrémité antérieure, est la ventouse de fixation surmontée d'une gerbe de sécrétion extrêmement développée. A l'extrémité postérieure, une invagination coudée et revêtue de cils dans sa première moitié serait d'après R. Hertwig, l'équivalent d'un cytostome.

Quant au genre *Hypocoma* qui semble, comme on sait, n'avoir pas d'autre état que celui d'embryon, sa ciliation ventrale (du moins chez *H. acinetarum* Collin que j'ai plus spécialement étudié) se résoud elle aussi en ellipses concentriques : elle est par conséquent fondamentalement péritriche. La division fissipare qu'on peut

[1] Il ne saurait guère être question de symétrie ni d'orientation chez les très curieux embryons *amœboïdes* découverts récemment par Swarczewsky (1908) chez l'*Acineta* qu'il appelle (peut-être à tort) *A. gelatinosa* Buck : ils n'ont plus aucune trace de revêtement ciliaire, ni aucune forme définie. Leur origine à partir des formes rampantes (« hypotriches » des auteurs) me semble néanmoins très probable.

appeler « transversale », si l'on compare avec Bütschli *Hypocoma* à *Chilodon*, devient au contraire « longitudinale » comme chez les Vorticellides, si on le rapporte à l'aide des embryons décrits plus haut, au type commum péritriche (ce qui revient d'ailleurs au même, puisqu'il semble bien établi que l'axe principal d'un Infusoire discotriche répond à l'axe dorsiventral d'un autre cilié quelconque).

Telle est à peu près, réduite aux types les plus saillants et en laissant de côté tous les intermédiaires, la gamme des variations que présente la série des embryons d'Acinétiens : ce sont pour ainsi dire toutes les modalités possibles exécutées sur un thème fondamental unique. Au moment même où l'embryon se fixe pour passer à l'état d'adulte, toutes ces différences s'effacent, se fondent comme par enchantement dès les premiers instants de la métamorphose : il ne persiste rien qui leur corresponde dans la symétrie de la forme définitive, sur laquelle elles sont sans influence aucune. Ainsi se révèle avec clarté leur caractère d'adaptions éminement transitoires, limitées au stade de la vie libre. Quelque différenciée qu'ait été sa structure, en perdant ses cils, l'embryon se contracte en une masse ovoïde ou piriforme autour du point de fixation pour centre, et fait retour ainsi à la symétrie radiaire du type primitif. Une seule chose en lui demeure immuable, celle précisément qui était commune à tous les embryons : l'*axe morphologique* ou dorsiventral ; c'est lui qui constitue l'axe du style, axe principal de l'adulte.

III. Symétrie de l'embryon par rapport au parent.

Un point de repère constant étant ainsi acquis, la question des *rapports d'axe* entre l'embryon cilié et l'individu mère se trouve réduite à une simple constatation de faits.

J'ai montré (1907) pour *Ephelota gemmipara* et (1908) pour *Tokophrya cyclopum*, que l'axe de l'embryon est toujours orienté à 90° sur l'axe du parent, de sorte que les diverses générations se greffent l'une sur l'autre *à angle droit*. C'est là, comme j'ai pû m'en convaincre sur toutes les formes étudiées par moi (sauf, au moins en apparence, chez *Dendrocometes Stylocometes*) sinon une règle mathématique d'une précision rigoureuse, du moins une tendance générale absolument constante. Parfaitement nette dans le cas classique de la formation d'un embryon interne émis par un orifice apical (*T. quadripartita*, etc.) ou même latéral (*T. elongata*) cette

disposition n'est pas moins évidente s'il s'agit d'un embryon externe comme celui d'*Acineta patula* (d'après mes observations) ou des *Podophrya* (d'après les figures mêmes de Maupas). Le mode de reproduction de ce dernier genre, si souvent cité à tort comme exemple de « fissiparité transversale », constitue en réalité un bourgeonnement d'embryon péritriche *avec changement d'axe*[1].

Cette particularité d'orientation (qui peut paraître étrange à première vue) se trouvera sans doute expliquée par l'étude plus approfondie du mécanisme et de l'origine même du bourgeonnement qu'elle semble accompagner presque toujours. Sans vouloir entrer ici plus avant dans ce nouveau sujet, je crois utile de signaler en terminant que chez les quelques ciliés capables de bourgeonner (et qui sont précisément des péritriches : *Spirochona*, *Lagenophrys* et quelques *Vorticella*) on remarque déjà, du bourgeon au parent, une obliquité d'axe plus ou moins prononcée.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1907. — Collin (B.). Note préliminaire sur quelques Acinétiens : I. *Ephelota gemmipara* Hertwig. II. *Hypocoma acinetarum* n. g. n. sp. (*Arch. zool. exp.* 4e série, T. VIII, N. et R., p. xciii).

1908. — Collin (B.). Quelques remarques sur *Tokophrya cyclopum* Clap. et Lachm. (*Arch. zool. exp.* 4e série, T. VIII, N. et R., p. xxxiii).

1909. — Martin (C. H.) Some observations on Acinetaria; III. The Dimorphism of *Ophryodendron* (*Quart. J. of Micr. Sc.* vol. 53, part 3).

1901. — Sand (R.). Étude monographique sur le groupe des Infusoires tentaculifères (*Annales Soc. belge microsc.* XXIV. XXV. XXVI) (On trouvera dans ce travail toute la bibliographie antérieure, non rapportée ici).

1908. — Swarczewsky (B.). Ueber die Knospenbildung der *Acineta gelatinosa* Buck. (*Biol. Centralblatt* Bd. XXVIII, n° 13).

La *fissiparité* véritable, comparable à celle des Infusoires ciliés, ne semble exister réellement, chez les Acinétiens, qu'au stade embryonnaire : en dehors des observations bien connues sur les *Hypocoma*, j'ai pu la suivre (une seule fois et dans un cas assez spécial) sur l'embryon d'*Acineta papillifera* Keppen. Martin (**1909**) a constaté aussi la division des embryons chez *Ophryodendron*.

VII

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO[1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

S *(Suite)*

Schmidt (A.). — 1. Uber das Gehörorgan der Mollusken. 2. Uber die Baleen und baleaartigen Clausilien Siebenbürgens, Berlin, 1856.

Scott (Th.). — On some fresh-water Eutomostracea from the Island of Mull, Argyllshire, collected by the late M. George Brook, Edinburgh, 1894.

Scott (Th.). — The land and fresh-water Crustacea of the district of Edimburgh, Part III. Cladocera, Edimburgh, 1894.

Scott (Th.). — The land and fresh-water Crustacea of the district around Edinburgh, Edinburg, 1893.

Sedgwick (A.). — A monograph of the development of *Peripatus capensis*, London, 1888.

Selenka (E.). — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien, Leipzig, 1867.

Selenka (E.). — Die Anlage der Keimblätter bei *Purpura lapillus*, Leipzig, 1872.

Sherrington (Ch.-S.). — Experiments in examination of the peripheral distribution of the fibres of the posterior roots of some spinal nerves, Part II, London, 1898.

Shipley (A.-E.). — On the existence of communications between the body-cavity and the vascular system, London 1890.

Shipley (A.-E.). — On a new species of *Phymosoma*, London, 1890.

Siebke (H.). — Enumerato Insectorum Norvegicorum, Christiania, 1875-1877.

Siebold (C. von). — « Ueber Parthenogenesis der *Artemia salina* », Munich, 1873.

Siebold (C. von). — Ueber das Anpassungs-Vermögen der mit Lungen athmenden Susswasser-Mollusken », München, 1875.

Siebold (Th. E. von). — Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden, Leipzig, 1871.

Siebold (Th. de) et H. Stannius. — Nouveau manuel d'Anatomie comparée. 2 vol., Paris, 1849.

Sihleanu (St.). — De'Pesci elettrici e pseudo-elettrici, Naples, 1876.

Sihleanu (St.). — Principii de zoologie generala, Bucarest, 1881.

[1] Voir Notes et Revue, [3] Tome ix, nos 2, 3, 4, 5. [3] Tome x, nos 2, 3, 6, 7. [4] Tome i, nos 1, 2, 5, 8, 9. [4] Tome ii, nos 2, 4, 7, 8, 11. [4] Tome iii, nos 1, 2, 4, 5, 7. [4] Tome iv, no 2. [4] Tome v, nos 1, 3, 4. [4] Tome viii, no 1, 2, 3, 4. [4] Tome ix, no 1. [5] Tome i, no 1, 2 et 3. [5] Tome ii, no 1.

SILVA AMADO (J. J. da). — As formaçöes e transformaçöes dos Animaes, Lisboa, 1872.

SILVESTRI (F.). — Ricerche sulla fecondazione di un animale a spermatozoi immobili, Roma, 1878.

SIMON (E.). — Essai d'une classification des Galéodes, Paris, 1879.

SIMON (E.). — Etude sur les Crustacés terrestres et fluviatiles recueillis en Tunisie, Paris, 1885.

SIMON (E.). — Etude sur les Arachnides recueillis en Tunisie en 1883 et 1884, Paris, 1885.

SIMROTH (H.). — *Clausilia* mimicked by a Microlepidopteron, London, 1901.

SINCLAIR (F.-G.). — A new mode of respiration in the Myriapoda, London, 1892.

SINÉTY (R. de). — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, Lierre, 1901.

SLUITER (C. Ph.). — Beiträge zu der Kenntniss der Gephyreën aus dem Malayischen Archipel, Batavia, 1883.

SLUITER (C. Ph.). — Ueber zwei merkwürdige Gephyreen aus der Bai von Batavia, Batavia, 1888.

SLUITER (C.-Ph.). — Einiges über die entstehung der Korallenriff ein der Javasee und Branntweinsbai und über neue Korallenbildung bei Krakatan, Batavia, 1889.

SLUITER (C.-Ph.) Nachträgliches über die Echinodermen-Fauna des Java-Meeres, Batavia, 1889.

SLUITER (C.-Ph.). — Die Evertebraten aus der Sammlung des Königlichen naturwissenschaftlichen Vereins in niederländisch Indien in Batavia, Batavia, 1889.

SLUITER (C.-Ph.) — Die Evertebraten aus der Sammlung des Königlichen naturwissenschaftlichen vereins in niederländish indien in Batavia, Batavia, 1890.

SLUITER (C.-Ph.). — Ueber die bildung der Kalkröhren von *Gastrochaena*, Batavia, 1890.

SMALLWOOD (Mabel E.). — The Beach flea : *Talorchestia longicornis*, Brooklyn, 1903.

SMALLWOOD (M.-E.). — The salt-marsh Amphipod : *Orchestia palustris*, Brooklyn, 1905.

SMITT (F.-A.). — Om Hafsbryozoernas Utveckling och Fettkroppar, Stockholm, 1865.

SMITT (F.-A.). — Kritisk förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoer, Stockholm, 1865.

SMITT (F.-A.). — Bryozoa marina in regionibus arcticis et borealibus viventia, Stockholm, 1867.

SMITT (F.-A. — Kritisk förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoer, Stockholm, 1867-1868.

SMITT (F.-A.). — Poissons d'eau douce de la Patagomie, recueillis par E. Nordenskiold en 1898-99, Stockholm, 1901.

Smitt (F.-A). — A history of scandinavian Fishes by B. Fries, C. U. Ekström, and C. Sundevall. 2 vol. et atlas, Stockholm, 1893.

Smith (S.-I.). — Early stages of *Hippa talpoida*, with a note on the structure of the maudibles and maxillae in *Hippa* and *Remipes*, New-Haven 1878.

Snellen (P.-C.-T.). — Description de deux nouvelles espèces de Lépidoptères hétérocères appartenant à la famille des Lithosides, Cordoba, 1878.

Sœmmerring (S.-T.). — Traite d'osteologie et de syndesmologie, atlas, Paris, 1843.

Sokolowsky (A.). — Die Amphipoden Helgolands.

Sol (M.). — Les Poissons, les Crustacés et les Mollusques de la Méditerranée, Narbonne, 1893.

Sollas (W.-J.). — Funafuti : the story of a coral atoll, Washington, 1900.

Sonsino (P.). — Intorno ad un nuovo parassito del Bue (*Bilharzia bovis*). 1876.

Sonsino (P.). — Sul ciclo vitale di un Nematode ematozoo del Cane, 1888.

Sorensen (W.). — Om Bygningen af Gonyleptiderne, en type af Arachnidernes Classe, Copenhague, 1879.

Sorensen (W.). — Om Lydorganer hos Fiske, Copenhague, 1884.

Sörensen (W.). — Traek af nogle sydamerikanske Insecters biologi, Stockhslm. 1884.

Sorensen (W.). — Om Forbeninger i Svommeblœren, Pleura og Aortas Vœg og Sammensmeltning deraf med Hvirvelsojlen saerlig hos Siluroiderne, Copenhogue, 1890.

Soulier (A.). — Etudes sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette (Sécrétion du tube et appareil digestif). Montpellier, 1891.

Soulier (A.). — Revision des Annelides de la région de Cette, Montpellier, 1902 (2 fasc.).

Soulié (A.-H.). — Recherches sur le développement des capsules surrénales chez les Vertébrés supérieurs, Paris, 1903.

Sowinsky (B.). — Les Crustacés de la mer d'Azov, Kiew, 1893.

Sowinsky (B.). — Les Crustacés malacostraques recueillis par deux expéditions pour les explorations des profondeurs de la mer Noire en 1890-91, Kiew, 1895.

Sowinsky (B.). — Sur la distribution géographique du genre *Corophium* dans les mers européennes, Kiew, 1896.

Sowinsky (B.). — Les Crustacées supérieures (Malacostrata) de Bosphor, Kiew, 1897.

Spagnolini (A.). — Catalogo degli Acalefi del golfo di Napoli. Siphonophora, Naples, 1868.

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1909. [5]. Tome II

Articles originaux

BRUNTZ (L.). — Sur les néphrocytes des Orthoptères et la dénomination des cellules péricardiales, p. XVII.
COLLIN (B.). — Sur deux formes nouvelles d'Infusoires discotriches (*avec 2 fig.*), p. XXI.
COLLIN (B.). — Sur la symétrie et l'orientation morphologique des embryons d'Acinétiens (Note préliminaire) (*avec 14 fig.*) p. XXXIV.
HALLEZ (P.). — La Sagita du Portel (*Sagita inflata* Grassi ; var.) (*avec 5 fig.*), p. XXIX.
ROULE (L.). — La variation et la spécification des *Tropidonotus* d'Europe, p. I.

Catalogue de la Bibliothèque du Laboratoire Arago

Mémoires et volumes isolés (*suite*).
Lettres S, p. XX et XLI.

Paru le 20 Octobre 1909.

Les directeurs :

G. PRUVOT et E.-G. RACOVITZA.

Eug. MORIEU, Imp.-Grav., 29, Rue Delambre, Paris (XIV·) — Téléph. : 704-75

Les *Archives de Zoologie expérimentale et générale* avec leur supplément les *Notes et Revue* paraissent par fascicules de dimensions variables, mais chaque volume contient au moins quarante feuilles de texte, de nombreuses figures et des planches en noir ou en couleur.

PRIX DE L'ABONNEMENT :

Paris.	50 fr.
Départements et Étranger	52 fr.

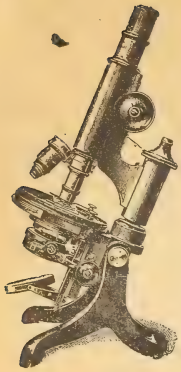
Le prix des volumes complets et cartonnés est de 52 fr.

Les fascicules sont vendus séparément. Pour la vente et l'abonnement s'adresser à la librairie A. Schulz, 3, Place de la Sorbonne, Paris-Ve.

Tous les livres ou mémoires qui seront envoyés à la Direction seront signalés dans la première feuille à paraître des Notes et Revue, *sans préjudice d'une analyse ultérieure.*

TARIF DES ANNONCES :

	Pour 1 numéro 500 ex.	Pour l'année 6000 ex.
1 page	15 fr.	50 fr.
1/2 —	12 fr.	30 fr.
1/4 —	7 fr.	20 fr



MICROGRAPHIE - BACTERIOLOGIE

E. COGIT & Cie

36, Boulevard Saint-Michel, Paris

CONSTRUCTEURS D'INSTRUMENTS ET D'APPAREILS POUR LES SCIENCES

Ateliers et Magasins d'expédition : 25, rue Denfert-Rochereau

Dépôt pour la France des Microscopes E. Leitz

Microtomes MINOT et Microtomes de toutes marques. — *Produits chimiques et colorants spéciaux pour la Micrographie et la Bactériologie.* — Dépôt des Produits de GRUBLER et Cie, de Leipzig. — Etuves à culture, Autoclaves, Installations complètes de Laboratoires, Milieux de cultures stérilisés. — Nouveaux appareils LATAPIE pour la séparation du Sérum du sang.

Nouvel appareil microphotographique COGIT

Téléphone 812-20

Impressions Artistiques

PHOTOTYPIE

J. BIENAIMÉ

REIMS

Illustration d'Ouvrages d'Art et de Science

Diplômes — Catalogues — Programmes

CARTES POSTALES

FONTENAY-AUX-ROSES (SEINE) — IMP. L. BELLENAND

XLIIe VOLUME N° 1 AOUT 1909

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET **E.-G. RACOVITZA**

PROFESSEUR ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

Tome II ✻ Numéro 1

A. POPOVICI-BAZNOSANU. — Étude biologique comparée sur quelques espèces d'*Osmia*

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Prix : 3 francs
Paru le 15 Août 1909

Les mémoires publiés dans les *Archives* paraissent isolément ; le volume sera donc composé d'un nombre variable de fascicules.

ARCHIVES
de
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale**, fondées en 1872 par Henri de Lacaze-Duthiers, comptent actuellement 42 volumes publiés qui sont en vente au prix de **50** francs le volume cartonné.

Le prix de l'abonnement pour un volume à partir de la 5e série est de :

50 francs pour Paris — **52** francs pour les départements et l'étranger.

Chaque volume comprend au moins 40 feuilles de texte illustrées de nombreuses figures et accompagnées de planches hors texte en noir et en couleurs. Il se compose d'un nombre variable de fascicules, plus quelques feuilles de **Notes et Revue.**

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale** forment, en réalité, deux recueils distincts dont les buts sont différents :

I. — Les **Archives** proprement dites sont destinées à la publication des mémoires définitifs étendus et pourvus le plus souvent de planches hors texte. Les volumes paraissent par fascicules, chaque fascicule ne comprenant le plus souvent qu'un seul mémoire.

II. — Les **Notes et Revue** publient de courts travaux zoologiques, des communications préliminaires et des mises au point de questions d'histoire naturelle ou de sciences connexes pouvant intéresser les zoologistes. Cette partie de la publication ne comporte pas de planches mais toutes les sortes de figures pouvant être imprimées dans le texte. Elle paraît par feuilles isolées, sans périodicité fixe, ce qui permet l'impression immédiate des travaux qui lui sont destinés.

L'apparition rapide, l'admission des figures et le fait que les notes peuvent avoir une longueur quelconque, font que cette partie des **Archives** *comble une lacune certaine parmi les publications consacrées à la Zoologie.*

Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirages à part de leurs travaux (brochés sous couverture spéciale avec titre, s'il s'agit de mémoires parus dans les **Archives** proprement dites). Ils peuvent en outre s'en procurer un nombre plus considérable à leur frais, d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	1 feuille
Les 50 exemplaires.....	**5** fr.	**7** fr. **50**	**10** fr.
Couverture avec titre, en sus.....	**5** fr.	**5** fr.	**5** fr.

A ce prix il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu. Ce prix varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. A titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivant comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en photocollographie ou lithographie, tirage en une seule teinte. **10** fr.

Planche gravée sur cuivre ou lithographie en plusieurs teintes..... **20** fr.

Les travaux destinés à servir de thèses de doctorat sont reçus aux mêmes conditions que les travaux ordinaires.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

Les articles publiés dans les **Notes et Revue** peuvent être rédigés en **français,** en **allemand,** en **anglais**, ou en **italien ;** ils sont rémunérés à raison de **10** centimes la ligne. *Pour faciliter l'impression correcte des notes en langues étrangères, il est recommandé d'envoyer à la place du manuscrit une copie à la machine à écrire.*

Les travaux destinés aux **Archives de Zoologie expérimentale** et aux **Notes et Revue** doivent être envoyés à l'un des Directeurs :

M. G. Pruvot, Laboratoire d'anatomie comparée, Sorbonne, Paris-ve ;
M. E. G. Racovitza, 112, boulevard Raspail, Paris-vie.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome II, p. 1 à 26.
15 Août 1909

ÉTUDE BIOLOGIQUE COMPARATIVE SUR QUELQUES ESPÈCES D'OSMIA

PAR

A. POPOVICI-BAZNOSANU

Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de Bucarest.

INTRODUCTION

Parmi les Apides solitaires le genre *Osmia* est le plus riche en espèces. — SCHMIEDEKNECHT (1882-1884), dans une monographie (1) des Osmies s'occupe aussi de leur biologie; il dit que c'est le genre le plus pauvre en individus et divise les espèces en deux catégories, celles qui établissent leurs nids dans le bois, le sable, l'argile, dans les coquilles vides d'*Helix*, et celles qui attachent leurs nids librement à un substratum quelconque.

D'après ce naturaliste on peut ranger dans la première catégorie : l'*Osmia bicornis*, l'*Osmia cornuta*, l'*Osmia aenea*, etc., et dans la deuxième catégorie l'*Osmia cœmentaria*, l'*Osmia Morawitzi*, etc.

Il trouve même un troisième groupe, celui de l'*Osmia adunca* : « *Osmia adunca* hält in ihrer Nistweise die Mitte zwischen den zuerst und letzterwähnten. Sie baut aus Sandkörnchen ein Nest in Mauerspalten. Sehr gern benutzt sie auch verlassene Nester der *Chalicodoma muraria* ».

FABRE (2) (1890) a décrit en détail la vie de quelques espèces

(1) Otto SCHMIEDEKNECHT. Apidae Europaeae. (Die Bienen Europa's) Tomus II.
(2) FABRE J.-H. Souvenirs entomologiques. Troisième série.

et les divise aussi en deux catégories, celles qui emploient comme matériel de nidification de la boue et celles qui emploient un mastic végétal de coloration verte.

Friese (1) (1891), après quelques observations morphologiques sur les *Apidæ*, donne une aperçue sur la nidification, les provisions, le développement et en général tout ce qui concerne leur vie. Enfin, il décrit chaque genre séparément.

Ducke (2) (1900), dans sa monographie du genre *Osmia* complète les données de Schmiedeknecht et relativement à la nidification, voici ce qu'il dit : « Der Nestbau ist bei *Osmia* mannigfaltiger und daher interessanter als bei jeder anderen Bienengattung da aber derselbe nur bei einer ziemlich kleinen Anzahl von Arten bekannt ist und ich mich über dies hauptsächlich damit begnügen müsste andere Autoren zu citieren, überlasse ich die ausführliche Behandlung dieses Capitels sowie jenes von der Entwicklung einer berufeneren Feder. »

Dans la faune roumaine, le genre *Osmia* est représenté par de nombreuses espèces.

Depuis quelques années, je me suis occupé de la biologie de ces espèces et surtout de l'*Osmia bicornis*, l'*O. cornuta*, l'*O. adunca* et l'*O. bidentata* dont l'étude va suivre (3).

Ces quatre espèces ont le même habitat, elles déposent leurs nids dans des tubes de roseau dont les maisons de campagne sont recouvertes. Elles vivent dans le même milieu : température élevée pendant l'été et basse pendant l'hiver, sous la même exposition solaire et le même degré d'humidité. — Enfin elles sont en rapport avec les mêmes animaux des environs et quelquefois ont des ennemis communs. Nous avons donc affaire à quelques représentants de la même *biocœnose*, à savoir : *la vie dans les tubes du roseau.*

Ces quatre espèces emploient comme matériel de nidification la terre et récoltent leurs provisions, pollen et nectar, parmi

(1) Friese H. Beiträge zur biologie der solitären Blumenwespen. (*Zool. Jahrbücher* 1891.)
(2) Ducke Adolf. Die Bienengattung *Osmia*. 1900.
(3) Je profite de l'occasion pour remercier M. le Dr H. Friese qui a bien voulu déterminer ces espèces.

les différentes fleurs ; de sorte qu'une étude comparative de ces espèces va nous informer des innombrables manières dont la nature dispose pour adapter l'organisme aux différents genres de vie.

Longueur et calibre des galeries

Analysons d'abord les galeries où les Osmies construisent leurs nids ; nous entendons par le mot galerie la partie du roseau comprise entre l'orifice et le premier diaphragme (fig. 1). Voici les chiffres en centimètres représentant la longueur de 30 galeries :

Pour l'*Osmia bicornis* et l'*Osmia cornuta* :

26 ½	20	18 ½	16 ½	12 ½	11
23 ½	20	18	16	12 ½	10 ½
23	20	18	15	12 ½	10
22	20	17	14 ½	12	9
22	20	16 ½	14	12	9

Pour l'*Osmia adunca* :

14	12	10 ½	9	8 ½	6 ½
14	12	10	9	7 ½	6 ½
13	12	10	9	7	6 ½
13	11	9 ½	9	7	6 ½
12 ½	11	9 ½	8 ½	7	6

Pour l'*Osmia bidentata* :

15 ½	12 ½	11	9	8	7
15 ½	12 ½	10	9	8	6 ½
15 ½	12 ½	9 ½	8 ½	7 ½	6
13 ½	12	9 ½	8 ½	7 ½	5
13	12	9 ½	8	7	5

Il résulte de l'examen de ces tableaux que l'*Osmia bicornis* et l'*Osmia cornuta* utilisent en général des galeries plus longues (9—26 ½ cm.) tandis que l'*Osmia adunca* et l'*Osmia bidentata*

emploient ordinairement des galeries plus courtes (6—14 cm. ou 5—15 $^1/_2$ cm.). Quant au calibre des galeries, il est très variable.

Les nids sont situés en général vers le milieu des galeries (fig. 1), il reste donc des espaces vides à l'arrière et à l'entrée de la galerie.

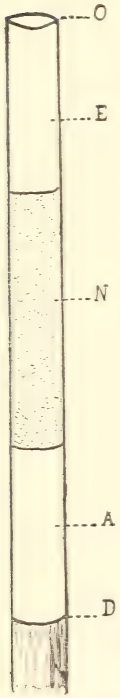


FIG. 1. Schéma d'une galerie. *D*, diaphragme du roseau : *A*, arrière-galerie : *E*, entrée de la galerie : *N*, les nids : *O*, orifice de la galerie.

Les Nids.

Les quatre espèces d'Osmies emploient, comme matériel de construction, de la terre, mais la manière de construire varie chez chacune d'elles.

a) L'OSMIA BICORNIS ET L'OSMIA CORNUTA emploient de la terre jaune ou noire avec laquelle elles séparent la galerie en plusieurs cellules. La cloison a la forme d'une soucoupe dont la face concave (fig. 2), est dirigée vers l'orifice de la galerie.

Les bords de cette soucoupe sont fixés contre les parois internes de la galerie ; quelquefois, à la moindre secousse la cloison se détache facilement des parois, d'autrefois l'adhérence est plus grande. La face concave de la cloison est lisse, tandis que la face convexe a un aspect rugueux, les rugosités sont disposées en cercles, ce qui prouve que la terre a été déposée en couches successives à partir de la périphérie se dirigeant vers le centre de la cloison.

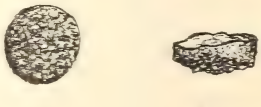


FIG. 2. Cloison construite par *Osmia bicornis*. *a*, face convexe : *b*, vue de profil.

La cloison ressemble au diaphragme du roseau et l'Osmie paraît en avoir imité la forme. J'ai trouvé aussi des variations dans la forme de la cloison : elle peut être tout à fait plate

ou avoir ses bords prolongés le long des parois. La distance entre deux cloisons successives forment une cellule. Le nombre des cellules d'une galerie est très variable. Voici quelques chiffres. Parmi 121 roseaux analysés, j'ai trouvé :

43	galeries	avec	1	cellule
25	—	—	2	—
18	—	—	3	—
9	—	—	4	—
8	—	—	5	—
5	—	—	6	—
5	—	—	7	—
2	—	—	8	—
2	—	—	9	—
2	—	—	10	—
2	—	—	11	—

Ce qui frappe dans ce tableau, c'est le grand nombre des galeries ayant une seule cellule ; dont la plupart est située à une assez grande distance de l'orifice de la galerie, donc l'*Osmia* aurait eu assez de place pour construire une deuxième, troisième cellule, etc., si elle ne l'a pas fait c'est qu'elle se trouvait à la fin de la ponte.

b) L'Osmia adunca emploie de la terre siliceuse qu'elle pétrit et lui donne la consistance du ciment.

Quand on ouvre un roseau, on voit que les cellules sont tellement adhérentes l'une à l'autre, qu'elles forment un cylindre emboîté dans la galerie. Mais on peut réduire

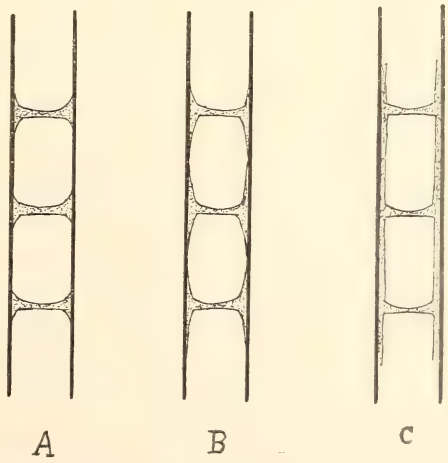


Fig. 3. Interprétation des nids d'*Osmia adunca*.

ces constructions à des cloisons dont les bords sont prolongés en avant et en arrière et fixés aux parois de la galerie. En effet, j'ai trouvé une série graduée de perfectionnement dans les constructions de l'*Osmia adunca*. Quelquefois (fig. 3 A), les cloisons sont tout à fait séparées l'une de l'autre comme chez l'*Osmia bicornis* par exemple.

D'autres fois (fig. 3 B), les bords des cloisons sont minces et s'unissent et alors on a l'apparence du cylindre dont nous avons parlé.

Enfin (fig. 3 C) les bords s'unissent aussi, mais ils sont si épais qu'il résulte un vrai cylindre dont les parois sont entièrement en terre.

La longueur des cellules varie en général.

Voici quelques chiffres pour le nombre des cellules ; parmi 41 roseaux analysés, j'ai trouvé :

2	galeries	avec	1	cellule
14	—	—	3	—
10	—	—	4	—
4	—	—	5	—
8	—	—	6	—
1	—	—	7	—
1	—	—	8	—
1	—	—	9	—

Fig. 4. Nids d'*Osmia bidentata*. On voit la colonne en terre qui vers le fond de la galerie étant coupée on aperçoit les provisions. L'orifice de la galerie est bouché par une cloison.

c) L'Osmia bidentata emploie quelquefois de la terre noire préparée de manière qu'elle conserve une consistance molle, d'autres fois elle emploie de la terre jaune siliceuse de la consistance du ciment. La substance qui provoque ces différentes consistances est d'origine organique et probablement sécrétée par l'*Osmia* même.

Les cellules ont une forme cylindrique, disposées à la suite l'une de l'autre, elles nous donnent l'apparence d'une longue colonne (fig. 4).

On peut comprendre cette manière de construire en s'imaginant qu'une cloison d'*Osmia adunca*, par exemple, serait coupée par un plan perpendiculaire à l'axe de la galerie en deux moitiés dont l'une appartient à une cellule et l'autre moitié appartient à la cellule voisine (fig. 5).

Le nombre des cellules d'une galerie est variable; parmi 70 roseaux analysés, j'ai trouvé :

1	galerie	avec	1	cellule
5	—	—	2	—
10	—	—	3	—
8	—	—	4	—
16	—	—	5	—
9	—	—	6	—
11	—	—	7	—
7	—	—	8	—
1	—	—	10	—
2	—	—	11	—

En comparant les trois tableaux qui indiquent le nombre des cellules trouvées dans les galeries des quatre espèces d'Osmies, on voit : 1° que chez l'*Osmia bicornis* et *cornuta* 43 galeries contenaient une seule cellule (121 roseaux analysés) chez l'*Osmia adunca* deux galeries contenaient une cellule (41 roseaux analysés) ; et chez l'*Osmia bidentata*, une seule galerie contenait une cellule (70 roseaux analysés).

2° Qu'en général, le nombre des cellules est plus grand dans les galeries de l'*Osmia adunca* et l'*Osmia bidentata* que dans celles de l'*Osmia bicornis* et *cornuta*.

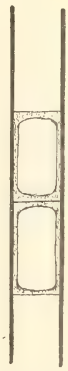


Fig. 5. Interprétation du nid d'*Osmia bidentata*.

L'arrière-galerie.

Quelquefois, la première cellule des nids est fixée contre le diaphragme du roseau (fig. 6), mais souvent

il existe un espace vide entre le diaphragme et la première cellule (fig. 7); c'est l'arrière-galerie.

Chez l'*Osmia bicornis* et *cornuta*, 14 roseaux n'avaient pas d'arrière galerie, tandis que dans 16 autres roseaux la longueur de l'arrière galerie variait entre 1 ½ cm. et 14 cm.

Chez l'*Osmia adunca*, 24 roseaux n'avaient pas d'arrière galerie et dans 6 roseaux la longueur de l'arrière-galerie variait entre 1 cm. et 5 ½ cm.

Enfin, chez l'*Osmia bidentata*, 23 galeries ne possédaient pas d'espace vide, tandis que dans 7 roseaux, la longueur de l'espace vide variait entre 1 ½ cm. et 4 cm.

Il résulte de ces observations qu'ordinairement l'*Osmia bicornis* et *cornuta* ne commencent leurs constructions qu'à une distance quelconque du fond de la galerie, tandis que l'*Osmia adunca* et *bidentata* construisent presque toujours près du diaphragme et même s'il arrive quelquefois qu'on trouve une arrière-galerie chez ces deux dernières espèces, elle est comblée par les anciennes constructions d'un autre insecte et dans ce cas nos *Osmia* sont forcées de construire à une distance quelconque du fond de la galerie.

Fig. 6. Nidification d'*Osmia cornuta*. Au fond de la galerie, trois cellules, l'entrée est occupée par trois barricades et l'orifice bouché par un tampon.

Fig. 7. Nidification d'*Osmia bicornis*. On voit cinq cellules occupées par des cocons, une barricade et à l'orifice une cloison surmontée d'un tampon.

L'entrée de la galerie.

Cette portion est comprise entre la dernière cellule construite et l'orifice

de la galerie. Pour l'*Osmia bicornis* et *cornuta*, la longueur de l'entrée varie entre 3 cm. et 15 ½ cm. (30 roseaux analysés). Pour l'*Osmia adunca*, elle varie entre 1 cm. et 8 cm. (30 roseaux analysés).

Pour l'*Osmia bidentata*, elle est comprise entre 1 ½ cm. et 5 cm. (30 morceaux analysés).

On voit donc que chez l'*Osmia bicornis* et *cornuta* l'entrée de la galerie est plus longue, tandis que chez l'*Osmia adunca* et l'*O. bidentata*, elle est beaucoup plus courte.

L'espace qui forme l'entrée est rempli habituellement par les barricades. Ces barricades sont formées par des cloisons en terre espacées irrégulièrement l'une de l'autre. L'orifice de l'entrée est bouché par une cloison ou par un tampon de terre de forme irrégulière (*O. bicornis et cornuta*) ou seulement par un disque (*O. adunca* et *bidentata*).

Tandis que chez l'*O. bicornis* et *cornuta* on trouve dans l'entrée un grand nombre de barricades, chez les deux autres espèces l'entrée est vide, on y trouve rarement une seule barricade.

Le rôle des barricades est de défendre les nids car l'ennemi avant d'arriver aux cellules doit détruire toutes les barricades qui se trouvent devant lui. Mais comme chez l'*Osmia adunca* et *bidentata* les cellules sont plus résistantes, on comprend l'absence des barricades. La présence de celles-ci dans quelques cas chez l'*Osmia adunca* et *bidentata* explique la parenté qui existe entre les différentes espèces d'*Osmia*.

Contenu des cellules.

a) Osmia bicornis et cornuta. — Au commencement du printemps, on voit les cellules remplies de pollen jaune sous forme de poudre ou d'agrégat. Sur la masse du pollen, la femelle dépose un œuf qui évoluera en larve, la larve consomme peu à peu la provision, se transforme en nymphe, et vers la fin de l'été les nymphes deviendront adultes ; ceux-ci sont enveloppés

d'un cocon. — Les adultes passent l'hiver dans leur cocon et ce n'est qu'au printemps suivant qu'ils sortent de la galerie l'un après l'autre. En observant de temps en temps les galeries, on peut donc trouver et étudier les phases successives du développement de l'Osmie. La forme de cocon varie dans les deux espèces. Chez l'*Osmia bicornis*, le cocon est de forme ovale allongée et de couleur marron foncé ; chez l'*Osmia cornuta*, le cocon est de forme ovale bombée et de couleur marron blanchâtre.

Une extrémité du cocon proémine sous la forme d'un petit cône de couleur blanche qui correspond à l'endroit de la tête de l'Osmie ; en même temps, les cocons des mâles sont toujours plus petits que ceux des femelles (fig. 8). Souvent, on trouve des cellules qui sont occupées par des parasites dont les germes ont été introduits pendant la nidification. Le parasite se développe en détruisant le germe le l'Osmie et en consommant les provisions de la cellule. Voici quelques cas :

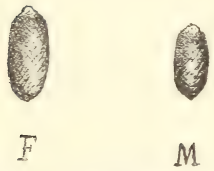


FIG. 8. Cocons d'*Osmia bicornis*. *F*, femelle : *M*, mâle.

Sur 19 galeries à une seule cellule, chacune avait des parasites.

Des galeries à

2	cellules :	O. p.
2	—	O. p.
2	—	O. p.
2	—	p. a.
2	—	p. a.
2	—	p. p.
2	—	p. p.
2	—	p. p.
3	—	O. O. p.
3	—	O. p. O.
3	—	p. p. p.
5	—	O. O. O. O. p.
5	—	O. O. O. O. p.
6	—	O. O. O. O. O. p.

(Dans ce tableau, on compte les cellules de l'arrière vers l'entrée de la galerie. *O*, signifie *Osmia* et p. parasite.)

Quelquefois, dans la même cellule, j'ai trouvé l'Osmie à côté du parasite, celui-ci n'a pas détruit le germe de l'Osmie, mais en consommant une partie de ses provisions, l'Osmie ne pouvant se développer dans de bonnes conditions, a dégénéré. Voici quelques exemples :

1° Une galerie à 7 cellules d'*Osmia bicornis* contenait :

♀
♂ 10 mm. de longueur
♂ — —
♂ — —
parasite
♂ de 10 mm. de longueur
♂ de 6 mm. de longueur et à côté des larves du parasite.

2° Une galerie à 3 cellules de la même espèce : O. + p. O. O.

3° Enfin, une galerie à 10 cellules :
♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂+ p. ♂

Beaucoup de cellules contiennent seulement un agrégat de pollen sur lequel reposent des larves mortes. Dans la majorité des galeries à une cellule, celle-ci est remplie d'un petit agrégat de pollen et sans trace de larve. Enfin, dans beaucoup de cellules on ne trouve rien, elles sont tout à fait vides (fig. 9). Analysons la longueur des cellules dans ce dernier cas.

Fig. 9. Nidification d'*Osmia bicornis*. La galerie est occupée seulement par des cloisons, il n'existe aucune trace de provisions.

1° Dans une galerie de 14 ½ cm. de longueur,

les disques (en comptant de l'arrière vers l'orifice), sont situés aux distances suivantes :

2 cm. 3 — 1 cm. 8 — 1 cm. 2 — 2 cm. 5 — 3 cm. — 1 cm. 7 2 cm.

2° Dans une galerie de 6 ½ cm. de longueur :
5 cm. 2 — 1 cm. 3.

3° Dans une autre galerie de 6 ½ cm. de longueur :
1 ½ cm. — 5 cm.

4° Dans une galerie de 17 cm. de longueur :
11 ½ cm. — 5 ½ cm.

5° Dans une galerie de 12 cm. de longueur :
9 cm. — 3 cm.

6° Dans une galerie de 5 cm. de longueur :
1 cm. 2 — 0 cm. 8 — 3 cm.

Quelle est la signification des cellules vides ? Une comparaison du contenu des différentes galeries d'*Osmia bicornis* et *cornuta* peut nous éclaircir cette question. En effet, outre les galeries avec de nombreuses cellules, nous en avons rencontré beaucoup qui n'en possédaient qu'une seule.

Plus haut, nous avons interprété le cas des galeries à une seule cellule comme l'œuvre de fin de ponte de l'Osmie.

L'analyse du contenu de cette cellule unique nous montre : 1° qu'elle est occupée par une larve qui se développe, ou, 2° elle est remplie de pollen sur lequel repose une larve morte, ou, enfin, 3° la cellule ne renferme que du pollen.

De ce dernier cas, jusqu'à la cellule vide il n'y a qu'un pas. La cellule vide donc peut être considérée comme la dernière manifestation de la vie de l'Osmie.

b) Osmia adunca. — Au commencement de l'été, les cellules sont remplies d'une pâte mielleuse de couleur noire, déposée en forme de cône. Cette pâte est composée de nectar et de pollen.

Sur chaque cône repose un œuf qui va se transformer en larve (fig. 10). C'est dans cet état que l'insecte passe l'hiver. La larve consomme la provision et, au printemps, se transforme en nymphe et puis en imago.

Fig. 10. Nidification d'*Osmia adunca* : six cellules occupées par les larves qui reposent sur les provisions (noires). (Les cloisons entre les cellules sont pointillées.)

Les larves et les nymphes sont enveloppées dans un cocon dont les parois doubles sont très minces. La pellicule externe du cocon est solidement fixée aux parois de la cellule. Quelquefois, entre les deux pellicules, on trouve un vide assez grand (fig. 11). Un grand nombre de cellules sont occupées par des parasites ; voici quelques cas :

3 cellules	:	p. O. O.
3	—	p. O. O.
3	—	p. O. O.
4	—	O. O. p. O.
5	—	O. p. O. p. O.
5	—	p. O. O. O. O.
5	—	O. p. O. O. O.
5	—	O. O. O. O. p.
6	—	p. O. O. O. O. O.
7	—	O. O. O. O. p. O. O.

Fig. 11. Une cellule d'*Osmia adunca* occupée par un cocon dont les parois doubles (*c*, *p*) sont séparées en arrière par l'espace vide *v*.

c) Osmia bidentata. — En été, les cellules sont remplies d'agrégat de pollen jaune ou d'une pâte mielleuse blanchâtre. Les larves s'enveloppent d'un cocon de couleur marron et passent ainsi l'hiver. Les cocons ont une forme ovale et sont situés parallèlement ou obliquement à l'axe de la galerie (fig. 12). En outre, il existe des cocons de forme allongée, irrégulière, ceux-ci contiennent des parasites :

2 cellules	:	p. O.
2	—	p. p.

2 cellules : p. p.
4 — O. p. p. O.
4 — p. O. O. O.
5 — p. p. O. O.
O. O.

FIG. 12. Nidification d'*Osmia bidentata* : sept cellules dont les trois premières contiennent des parasites et les quatre dernières contiennent des cocons d'*Osmia*. Outre la cloison qui ferme l'orifice de la galerie, il existe aussi une barricade.

Nidification anormale.

Dans tous les cas que nous avons considéré jusqu'à présent chaque galerie était occupée par les cellules de la même espèce d'Osmies et provenant de la même génération.

On rencontre souvent des constructions qui sont autrement arrangées. J'en citerai quelques-unes.

1° Au fond de la galerie on trouve le reste des constructions de la même espèce mais d'une génération antérieure qui consistent en morceaux de terre et de cocon, des excréments, etc.

A une distance quelconque, l'Osmie ferme avec une cloison cette partie de la galerie et commence sa construction normale.

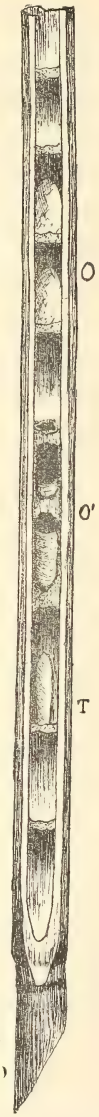


FIG. 13. Une galerie occupée en *O* par deux cellules d'*Osmia bicornis*, en *O'* par deux cellules d'*Osmia bidentata* et en F par deux cellules de *Trypoxylon*.

FIG. 14. Galerie occupée par les nids d'*Osmia bicornis*. *T* : tampon qui ferme la galerie : *cl.* : cloison, *d* : diaphragme, *a* : anneaux en terre d'une génération antérieure.

2° Dans la même galerie, on trouve les constructions de deux et trois Apides différentes : *a*) une galerie de 16 cm. de longueur contenait dans le fond 5 cellules anciennes de *Megachile bombycina* et en face 3 cellules d'*Osmia adunca* ; *b*) une galerie de 20 cm. de longueur contenait (fig. 13), dans le fond, deux cellules anciennes de *Trypoxylon*, puis deux cellules anciennes d'*Osmia bidentata* et, en face, deux cellules d'*Osmia bicornis ; c*) une galerie de 7 ½ cm. avait dans le fond deux cellules d'*Osmia cornuta* et en face deux autres cellules d'*Osmia bidentata*.

3° Dans quelques galeries alternant avec les cloisons, j'ai trouvé des anneaux en terre (fig. 14), fixés sur les parois du roseau. Ces anneaux appartiennent à une génération antérieure d'Osmie.

4° Quelquefois, les cellules d'une même galerie sont espacées irrégulièrement à des distances inégales (fig. 15). J'ai observé ces anomalies chez l'*Osmia bicornis : a*) galerie à 3 cellules, dont 2 situées au fond et la troisième à une distance de 4 cm. ; *b*) galerie à 2 cellules situées à une distance de 5 cm. l'une de l'autre ; *c*) galerie à 3 cellules dont la première, séparée de la deuxième par une distance de 4 cm. et la deuxième de la troisième par 6 ½ cm.

Chez l'*Osmia cornuta*, dans une galerie longue de 20 cm., il y avait une cellule vers le fond et une seconde à une distance de 6 cm. de la première.

5° Enfin, dans la même galerie et simultanément, j'ai rencontré une curieuse alternance des cellules dont les unes donnaient des individus d'*Osmia bicornis* et d'autres des individus d'*Osmia cornuta*.

Fig. 15. Galerie occupée par les nids d'*Osmia bicornis* dont deux cellules sont situées à une grande distance.

a) Succession de 7 cellules :

1. Mâle d'*Osmia cornuta.*
2. Mâle d'*Osmia cornuta.*
3. Mâle d'*Osmia bicornis.*
4. Mâle d'*Osmia bicornis.*
5. Mâle d'*Osmia bicornis.*
6. Mâle d'*Osmia bicornis.*
7. Mâle *d'Osmia bicornis.*

b) Succession de 5 cellules :

1. Femelle d'*Osmia bicornis.*
2. Rien.
3. Femelle d'*Osmia cornuta.*
4. Mâle d'*Osmia bicornis.*
5. Mâle d'*Osmia bicornis.*

c) Succession de 7 cellules :

1. Femelle d'*Osmia bicornis.*
2. Femelle d'*Osmia bicornis.*
3. Femelle d'*Osmia bicornis.*
4. Femelle d'*Osmia bicornis.*
5. Femelle d'*Osmia bicornis.*
6. Femelle d'*Osmia bicornis.*
7. Femelle d'*Osmia cornuta.*

Quelques observations sur la vie et l'alternance des sexes.

Si l'on considère la vie des quatre espèces d'Osmies dont nous avons décrit la nidification, il nous semble qu'elle se borne aux fonctions de multiplication. En effet, les mâles paraissent les premiers, et dès qu'ils ont accompli leur fonction génératrice ils disparaissent et les femelles sont occupées tout le temps à construire des cellules, à les remplir de provisions, à pondre et même après la période de ponte, elles continuent à construire des cellules qui resteront vides.

La date de la sortie des Osmies de leur galerie est très variable, elle dépend surtout de la température ; en effet, tandis que l'*Osmia bicornis* et *cornuta* dans la nature paraissent au mois de mars, dans une chambre chauffée elles commencent à éclore en janvier et si préalablement on ouvre les galeries, les cocons étant plus directement influencés par la chaleur, la date de l'apparition est plus avancée.

Le rapport entre la durée de la phase larve-nymphe et de la phase imago est variable. Dans le schéma suivant :

O. adunca, O. bidentata.....————————

O. bicornis, O. cornuta.....————————————

où la ligne pointillée indique la durée larve-nymphe et la ligne pleine indique la durée de l'imago, on voit que chez l'*Osmia adunca* et *bidentata* la première phase est plus longue, tandis que chez l'*Osmia bicornis* et *cornuta* c'est l'inverse.

En général les mâles sont de plus petite taille que les femelles mais quelquefois on observe dans le même sexe des différences de taille. Voici quelques chiffres en millimètres.

Osmia cornuta :

♀ 13 ½, 13, 12 ½ mm. de longueur du corps.

♂ 10 ½, 10 ½, 10, 10, 10, 9 ½, 9, 8 ½, 8, 7 mm. de longueur du corps avec 4 ½, 4, 5, 4, 4, 4 ½, 4, 3 ½, 3, 3 mm. de largeur de l'abdomen.

Osmia bicornis :

♀ 12 ½, 12 ½, 12 ½, 12, 12, 12, 11 ½, 11 ½, 11, 11, 11, 10 mm. de longueur du corps.

♂ 10, 9 ½, 9, 9, 9, 9, 9, 8 ½, 8 ½, 8, 7 ½, 7 ½, 6 ½, mm. de longueur du corps avec 4, 3 ½, 4, 3 ½, 3 ½, 3 ½, 3 ½, 3 ½, 3 ½, 3, 2 ½, 2 ½, 2 ½ mm. de largeur de l'abdomen.

Osmia adunca :

♀ 15, 13, 12 ½, 11 ½, 11 ½ mm. de longueur du corps.

♂ 12 ½, 12 ½, 12 ½, 12, 11 ½, 11 mm. de longueur du corps.

Osmia bidentata :

♀ 13, 12 ½, 12 ½, 12 ½, 12 mm. de longueur du corps.

♂ 10, 10, 8, 7 ½, 7 mm. de longueur du corps.

D'après ce tableau, l'on voit que la longueur varie beaucoup.

Pour *Osmia cornuta :*

♀ 12.5 — 13 mm. (D'après SCHMIEDEKNECHT 13 — 16 mm.)

♂ 7 — 10.5 mm. (D'après SCHMIEDEKNECHT 12 — 15 mm.)

Pour l'*Osmia bicornis :*

♀ 10 — 12.5 mm. (D'après SCHMIEDEKNECHT 10— 12 mm.)

♂ 6.5 — 10 mm. (D'après SCHMIEDEKNECHT 9 — 12 mm.)

Pour *Osmia adunca :*

♀ 11 ½ — 15 mm. (D'après SCHMIEDEKNECHT 10 — 12 mm.)

♂ 11 — 12.5 mm. (D'après SCHMIEDEKNECHT 9 — 12 mm.)

Pour *Osmia bidentata :*

♀ 12 — 13 mm. (D'après SCHMIEDEKNECHT 9 — 10 mm.)

♂ 7 — 10 mm. (D'après SCHMIEDEKNECHT 8 mm.)

FRIESE a trouvé des mâles géants :

« Das Auftreten riesiger Männchenformen, wie ich es bei Andrena beschrieb, findet sich auch bei *Osmia*. Wahrend nämlich die Männchen gewöhnlich bedeutend kleiner sind (bei *Anthidium* umgekehrt) als die Weibchen, treten bei einigen Andrenen, so *apicata*, *fulva*, *clarkella*, *nycthemera*, *tibialis* u. s. w. mitunter Männchen auf, welche die Grösse der Weibchen fast übersteigen; ähnlich verhalten sich *Osmia cornuta*, *bicornis* und *aurulenta*.»

J'ai trouvé, au contraire, à côté des mâles de taille normale, d'autres tout petits. En effet, chez *Osmia cornuta*, à côté des mâles longs de 10 ½ mm. et dont l'abdomen a une largeur de 4 ½ mm., nous rencontrons des mâles longs de 7 mm. et dont l'abdomen a une largeur de 3 mm. Chez *Osmia bicornis*, à côté des mâles longs de 10 mm. et dont la largeur est de 4 mm. on trouve des mâles longs de 6 ½ mm. et la largeur de 2 ½ mm. Enfin, chez *Osmia bidentata*, à côté de mâles

de 10 mm. de longueur, on trouve des mâles de 7 mm.

Une analyse statistique d'un plus grand nombre d'exemplaires d'Osmie, nous montrerait peut-être des disproportions encore plus grandes.

Pour *Osmia adunca*, d'après Ducke. « Zum Glücke sind gerade die ♀ der *adunca* in der Grösse ziemlich constant, während bei den ♂ neben riesigen Exemplaren von 14 mm. Länge auch solche von kaum 8 mm. vorkommen... »

La cause principale de la variation des tailles est la différence de la quantité de provisions qu'on trouve dans les cellules.

Les agents physiques ont une grande influence sur la vie des Osmies. Nous avons vu déjà plus haut le rôle de la température sur la période de l'éclosion. La lumière influence aussi les manifestations de ces insectes. En effet, j'ai observé que les Osmies, dès qu'elles sortaient des galeries se précipitaient vers les fenêtres ensoleillées de la chambre et même dans la nature j'ai constaté que pendant les journées sombres les Osmies étaient très calmes, tandis que dans les journées ensoleillées, elles bourdonnaient en grand nombre. L'humidité a un grand rôle sur le développement des Osmies. Des roseaux récoltés en automne et que j'ai conservés dans la chambre du laboratoire, un grand nombre d'*Osmia adunca* et *bidentata* ne se développèrent pas à cause du manque d'humidité, tandis que dans la nature elles possèdent l'humidité nécessaire.

J'ai suivi l'alternance des sexes dans plusieurs roseaux et voici quelques tableaux dans lesquels je compte les sexes du fond vers l'orifice de la galerie.

Osmia bicornis :

1 cellule ♂
1 » ♂
1 » ♂
1 » ♂
1 » ♂

1 cellule ♂
1 » ♂
1 » ♂
1 » ♀
1 » ♀
1 » ♀
1 » ♀
1 » ♀
2 cellules ♂ ♂
2 » ♂ ♂
2 » ♀ ♀
2 » ♀ ♂
2 » ♂ ♂
2 » ♀ ♂
2 » ♀ ♂
2 » ♀ ♂
2 » ♀ ♂
2 » ♂ ♂
3 cellules ♂ ♂ ♂
3 » ♂ ♂ ♂
3 » ♀ ♂ ♂
4 » ♀ ♀ ♀ ♂
4 » ♀ ♂ ♂ ♂
4 » ♀ ♀ ♀ ♂
5 » ♀ ♀ ♀ ♂ ♂
5 » ♀ ♀ ♂ ♂ ♂
5 » ♀ ♂ ♂ ♂ ♂
6 » ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂
6 » ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂
6 » ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂
7 » ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂
8 » ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂
10 » ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂
10 » ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂

En outre, j'ai trouvé des séries dans lesquelles quelques cellules contenaient seulement des provisions ou des larves mortes (—) :

2 cellules	–	♂										
3	»	♂	♂	–								
3	»	♀	–	–								
3	»	♂	♂	–								
3	»	–	♂	♂								
4	»	♀	–	–	♂							
4	»	♀	♀	♀	–							
4	»	–	♂	♂	–							
4	»	–	♂	♂	♂							
5	»	♂	♂	–	♂	♂						
5	»	♀	♂	–	–	♂						
5	»	–	♀	♂	♂	♂						
5	»	–	♀	♂	–	–						
5	»	–	♀	♂	–	♂						
5	»	♀	–	♂	♂	–						
5	»	♀	–	♀	♂	♂						
5	»	♀	–	♀	♀	♂						
5	»	♂	♂	♂	–	–						
5	»	♂	–	♂	♂	♂						
7	»	♀	♀	♀	♀	–	–	–				
7	»	♀	♀	♀	♀	♂	♂	–				
8	»	♀	♂	–	♂	♂	♂	♂	♂			
10	»	♀	♀	–	–	♀	♂	♂	♂	♂	♂	
11	»	♀	♀	–	♀	♀	♀	–	♂	♂	–	♂
12	»	♀	♂	–	–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	–
13	»	♂	–	–	♂	♂	♂	♂	♂	–	♂	♂	♂	♂

Osmia cornuta :

2 cellules	♀	♂		
2	»	♀	♀	
3	»	♀	♀	♂
3	»	♀	♀	♀

4 cellules ♀ ♀ ♀ ♂
4 » ♀ ♀ ♀ ♀
4 » ♀ ♀ ♀ ♂
5 » ♀ ♀ ♂ ♂ ♂
6 » ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂
6 » ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂
7 » ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂
8 » ♀ ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂

En outre :
2 cellules ♀ —
3 » — ♀ ♂
4 » — ♂ ♂ —
6 » — — — — ♀ ♀
7 » — ♀ — ♂ ♂ ♂ ♂
8 » ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ —

Osmia adunca :
2 cellules ♀ ♂
3 » ♀ ♀ ♂
3 » ♀ ♀ ♂
3 » ♂ ♂ ♂
3 » ♀ ♂ ♂
4 » ♀ ♀ ♂ ♂
5 » ♂ ♂ ♂ ♂ ♂
5 » ♀ ♂ ♂ ♂ ♂
6 » ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂
6 » ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂
6 » ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂

En outre :
3 cellules — ♀ ♂
3 » — ♀ ♀
3 » ♀ — ♀
3 » ♀ — ♂
4 » ♀ — — ♂

4 cellules ♀ – ♀ ♂
5 » ♀ ♀ ♂ ♂ –
5 » – ♀ ♂ ♂ ♂
6 » – ♀ ♀ ♀ ♂ ♂
6 » – ♀ ♀ ♀ ♂ ♂
7 » ♀ ♀ ♀ ♀ – – ♂

Si nous comparons les tableaux indiquant la succession des sexes, on peut tirer des conclusions très intéressantes. Sur cette question, Fabre a formulé une loi générale : « Etant mise à part l'exception singulière de l'*Osmia tridentata*, qui mélange les sexes sans aucun ordre, les Hyménoptères que j'ai étudiés, et très probablement une foule d'autres, produisent d'abord une série continue de femelles, et puis une série continue de mâles, cette dernière avec des provisions moindres et des cellules plus étroites ». — Les espèces auxquelles se rapportent ces études, sont : *Osmia detrita, O. paravula, O. tricornis, O. cornuta, O. Latreilli.*

D'après mes recherches, je confirme la tendance des espèces : *bicornis, cornuta, adunca* à produire d'abord des femelles et puis des mâles, mais sans régularité absolue puisque j'ai constaté souvent le mélange des sexes. Voici quelques exemples :

O. bicornis.
6 cellules ♀ ♂ ♀ ♀ ♀ ♂
9 » ♀ ♂ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂
9 » – ♀ ♂ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♀
11 » ♀ ♀ ♀ ♀ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♀ ♂

O. cornuta.
6 cellules ♀ ♀ ♂ ♀ ♀ ♂

O. adunca.
3 cellules – ♂ ♀
3 » ♂ ♀ ♂
4 » ♂ ♂ ♀ ♂
6 » ♀ ♀ ♂ ♂ – ♀

Quelquefois l'ordre des sexes est renversé :

O. bicornis.
2 cellules ♀ ♂
6 » ♂ ♂ ♂ ♂ ♀ —
7 » ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ — ♀

Enfin, on a trouvé des séries entières du même sexe :

O. bicornis.
10 cellules ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂ ♂

En comptant seulement les galeries avec des séries complètes de cellules voici le rapport du nombre des mâles et des femelles :

O. bicornis. Dans 158 cellules, il y avait : 95 mâles,
63 femelles.
O. cornuta. Dans 60 cellules, il y avait : 21 mâles,
39 femelles.
O. adunca. Dans 53 cellules, il y avait : 36 mâles,
17 femelles.

Pour l'*Osmia bidentata*, je n'ai pas eu l'occasion de constater l'alternance des sexes. En tout cas, on voit que chez l'*O. bicornis* et *adunca*, le nombre des mâles est supérieur à celui des femelles, tandis que chez l'*O. cornuta*, c'est l'inverse.

Mandibules et brosses ventrales.

Il nous reste à décrire les appareils dont se servent les Osmies pour construire leurs nids et récolter le pollen. Ces appareils sont les mandibules et les brosses ventrales.

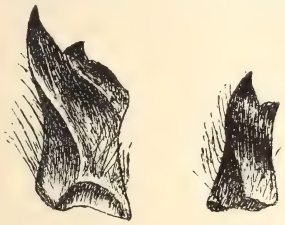
Les MANDIBULES ont une forme différente selon qu'on les considère chez le mâle ou la femelle de la même espèce. Chez le mâle, elles sont plus courtes et plus étroites que chez la femelle ; elles sont plus étroites à leur extrémité dentée et plus larges à leur base ; chez la femelle, c'est le contraire.

Chez le mâle, les mandibules se terminent par deux dents

tandis que chez la femelle la mandibule en possède davantage.

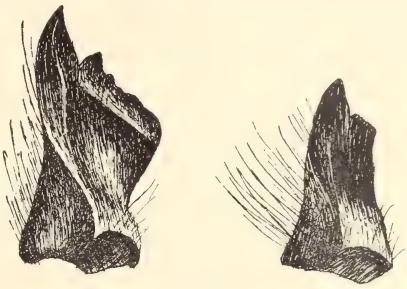
Enfin, chez le mâle, les crêtes chitineuses qui existent à la surface de la mandibule sont plus développées que chez la femelle.

On comprend toutes ces différences de structure quand on pense que le mâle ne prend aucune part aux construc-



F *M*

FIG. 16. Mandibules d'*Osmia bicornis*. *F* : femelle, *M* : mâle.

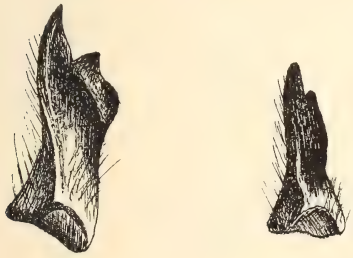


F *M*

FIG. 17. Mandibules d'*Osmia cornuta*. *F* : femelle, *M* : mâle.

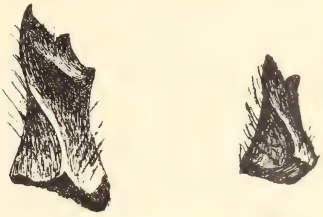
tions, il a seulement le rôle générateur et se sert de ses mandibules pour détruire les cloisons à sa sortie des galeries, pour ouvrir les fleurs, etc., tandis que chez la femelle les mandibules sont de vrais outils de maçonnerie.

Chez *Osmia bicornis* (fig. 16)



F *M*

FIG. 18. Mandibules d'*Osmia adunca*. *F* : femelle, *M* : mâle.



F *M*

FIG. 19. Mandibules d'*Osmia bidentata*. *F* : femelle, *M* : mâle.

et *Osmia cornuta* (fig. 17), les mandibules de la femelle possèdent chacune deux dents et une longue lame tranchante qui chez *O. cornuta* est dentée.

Chez *Osmia adunca* (fig. 18), la mandibule de la femelle a deux dents et une courte lame tranchante, enfin, chez *Osmia bidentata* femelle (fig. 19), on rencontre trois dents prononcées à chaque mandibule.

La structure des mandibules de la femelle des Osmies est en rapport avec la nature de la construction des nids, à savoir : chez *Osmia bicornis* et *cornuta*, qui ont une nidification simple, les mandibules ont chacune seulement deux dents ; chez *Osmia adunca*, avec la nidification plus compliquée, la lame tranchante de la mandibule tend à se raccourcir, enfin chez *O. bidentata*, chez laquelle la nidification est encore plus compliquée, la mandibule possède trois dents.

Chez *Osmia bicornis* et *cornuta*, en outre, le front est garni de cornes qui, d'après Friese, aident probablement à la construction des cloisons et des barricades.

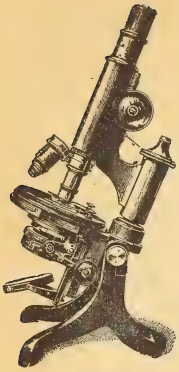
Brosses ventrales. — L'appareil récolteur du pollen est représenté par les brosses ventrales abdominales, de vraies brosses formées par des poils raides, fixées par leur base au bord des anneaux abdominaux et ayant leur sommet dirigé en arrière. Les grains de pollen adhèrent à ces poils et sont ainsi transportés aux nids. Mais la forme de ces poils varie beaucoup. Chez *Osmia bicornis, cornuta* et *adunca* ; ils sont effilés au sommet et leur surface est striée en spirale le long du poil. Chez *Osmia bidentata*, les poils rectilignes à la base seulement, vers leurs sommets sont tordus en formant un espèce de ressort (1).

(1) Voir aussi ; A. Popovici-Baznosanu. La distribution des poils récolteurs sur le corps de quelques Apides solitaires. (*Comptes rendus Soc. Biologie, Paris*, t. LXVI, 1909.)

On peut se procurer à la librairie REINWALD, 61, rue des Saints-Pères, Paris-vi^e, les mémoires isolés à partir du tome I de la 4e série jusqu'au tome VII. Ceux parus dans les tomes VIII et suivants sont mis en vente à la librairie A. SCHULZ, 3, place de la Sorbonne, Paris-v^e. Voici le prix pour ceux parus dans les tomes I, II et III :

	Prix fr.	c.
P. BOUIN et P. ANCEL. — Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. 87 p., 4 fig., 3 pl. doubles dont deux en couleurs (1903)...	9	»
P. BOUIN. — Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*. 34 p., 2 pl. dont une double (1905).....	4	50
P. BOUIN et P. ANCEL. — La glande interstitielle du testicule chez le Cheval. 44 p., 1 pl. simple en couleurs et 2 doubles en couleurs (1905).....	7	»
L. BOUTAN. — Les perles fines Leur origine réelle. 44 p., 7 fig., 1 pl. double (1904).	4	50
L. BRASIL. — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. 165 p., 24 fig., 5 pl. dont deux en couleurs (1904).....	12	»
L. BRASIL. — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. 22 p., 2 fig., 1 pl. simple (1905).....	2	»
E. BUGNION et N. POPOFF — La spermatogénèse du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm.). 51 p., 4 pl. doubles (1905).....	10	»
G. CHICHKOFF. — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy 9 pl., 1 pl. (1903).....	1	25
L. CUÉNOT. — L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes. 15 p., 1 pl. double en couleurs (1905).....	2	50
Y. DELAGE. — Sur les mouvements de torsion de l'œil. 36 p., 1 fig., 5 pl. doubles (1903).....	6	50
Y DELAGE. — Élevage des larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*. 16 p., 12 fig., 1 pl. et : La parthénogenèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. 4 p. (1904).....	3	»
A. DRZEWINA. — Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. 194 p., 9 fig., 1 pl. double en couleurs (1905).....	9	50
L. FAUROT. — Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies. 42 p., 14 fig., 4 pl. (1903).....	6	50
J. GAUTRELET. — Les pigments respiratoires et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur. 143 p. (1903).....	4	50
F. GUITEL. — Descriptions comparatives des *Lepadogaster bimaculatus* Pennant et *microcephalus* Brook. 138 p., 11 fig., 1 pl. en couleurs (1904)...	8	»
P. HALLEZ. — Observations sur le parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez *Bougainvillia*. 12 p., 1 pl. (1905).....	1	50
A. de KOROTNEFF. — Résultat d'une expédition zoologique au lac Baïkal pendant l'été de 1902. 26 p., 12 fig., 1 c. (1904).....	3	»
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites, avec la description des Diplopodes par H. W. BRÖLEMANN. 53 p., 24 fig. (1904).....	5	50
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Notes sur les Infusoires endoparasites. — I. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq parasite d'*Audouinia tentaculata*. — II. *Opalina saturnalis* Léger et Duboscq parasite de *Box boops* L. 20 p., 3 fig., 1 pl. (1904).....	2	50
P. MARCHAL. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. 80 p., 5 pl. doubles dont 4 en couleurs (1904).....	12	50
P. MITROPHANOW. — Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies. 27 p., 39 fig. (1903).....	5	»
S. MOTZ-KOSSOWSKA. — Contributions à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. — I. Hydraires gymnoblastiques. 60 p., 13 fig., 1 pl. double (1905).....	5	50
D.-N. VOINOV. — La spermatogénèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. 99 p., 6 fig., 5 pl. (1903).....	9	»

Pour les volumes suivants les prix des mémoires sont indiqués sur la couverture.



MICROGRAPHIE - BACTERIOLOGIE

E. COGIT & Cie

36, Boulevard Saint-Michel, Paris

CONSTRUCTEURS D'INSTRUMENTS ET D'APPAREILS POUR LES SCIENCES

Ateliers et Magasins d'expédition : 25, rue Denfert-Rochereau

Dépôt pour la France des Microscopes E. Leitz

Microtomes MINOT et Microtomes de toutes marques. — *Produits chimiques et colorants spéciaux pour la Micrographie et la Bactériologie.* — Dépôt des Produits de GRUBLER et Cie, de Leipzig. — Etuves à culture, Autoclaves, Installations complètes de Laboratoires, Milieux de cultures stérilisés. — Nouveaux appareils LATAPIE pour la séparation du Sérum du sang.

Nouvel appareil microphotographique COGIT

Téléphone 812-20

Impressions Artistiques

PHOTOTYPIE

J. BIENAIMÉ

REIMS

Illustration d'Ouvrages d'Art et de Science

Diplômes — Catalogues — Programmes

CARTES POSTALES

FONTENAY-AUX-ROSES (SEINE) — IMP. L. BELLENAND

XLIIe Volume N° 2 Aout 1909

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET **E.-G. RACOVITZA**

PROFESSEUR ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

Tome II ✻ Numéro 2

BIOSPEOLOGICA

XII. — E. CHEVREUX. — Amphipodes (Première Série)

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Prix : 3 francs
Paru le 15 Août 1909

Les mémoires publiés dans les *Archives* paraissent isolément ; le volume sera donc composé d'un nombre variable de fascicules.

ARCHIVES

de

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale,** fondées en 1872 par Henri de Lacaze-Duthiers, comptent actuellement 42 volumes publiés qui sont en vente au prix de **50** francs le volume cartonné.

Le prix de l'abonnement pour un volume à partir de la 5e série est de :

50 francs pour Paris — **52** francs pour les départements et l'étranger.

Chaque volume comprend au moins 40 feuilles de texte illustrées de nombreuses figures et accompagnées de planches hors texte en noir et en couleurs. Il se compose d'un nombre variable de fascicules, plus quelques feuilles de **Notes et Revue.**

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale** forment, en réalité, deux recueils distincts dont les buts sont différents :

I. — Les **Archives** proprement dites sont destinées à la publication des mémoires définitifs étendus et pourvus le plus souvent de planches hors texte. Les volumes paraissent par fascicules, chaque fascicule ne comprenant le plus souvent qu'un seul mémoire.

II. — Les **Notes et Revue** publient de courts travaux zoologiques, des communications préliminaires et des mises au point de questions d'histoire naturelle ou de sciences connexes pouvant intéresser les zoologistes. Cette partie de la publication ne comporte pas de planches mais toutes les sortes de figures pouvant être imprimées dans le texte. Elle paraît par feuilles isolées, sans périodicité fixe, ce qui permet l'impression immédiate des travaux qui lui sont destinés.

L'apparition rapide, l'admission des figures et le fait que les notes peuvent avoir une longueur quelconque, font que cette partie des **Archives** *comble une lacune certaine parmi les publications consacrées à la Zoologie.*

Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirages à part de leurs travaux (brochés sous couverture spéciale avec titre, s'il s'agit de mémoires parus dans les **Archives** proprement dites). Ils peuvent en outre s'en procurer un nombre plus considérable à leur frais, d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	1 feuille
Les 50 exemplaires.....	5 fr.	7 fr. 50	10 fr.
Couverture avec titre, en sus.....	5 fr.	5 fr.	5 fr.

A ce prix il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu. Ce prix varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. A titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivant comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en photocollographie ou lithographie, tirage en une seule teinte. **10** fr.

Planche gravée sur cuivre ou lithographie en plusieurs teintes..... **20** fr.

Les travaux destinés à servir de thèses de doctorat sont reçus aux mêmes conditions que les travaux ordinaires.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

Les articles publiés dans les **Notes et Revue** peuvent être rédigés en **français,** en **allemand,** en **anglais,** ou en **italien ;** ils sont rémunérés à raison de **10** centimes la ligne. *Pour faciliter l'impression correcte des notes en langues étrangères, il est recommandé d'envoyer à la place du manuscrit une copie à la machine à écrire.*

Les travaux destinés aux **Archives de Zoologie expérimentale** et aux **Notes et Revue** doivent être envoyés à l'un des Directeurs :

M. G. Pruvot, Laboratoire d'anatomie comparée, Sorbonne, Paris-ve ;

M. E. G. Racovitza, 112, boulevard Raspail, Paris-vie.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome II, p. 27 à 42, pl. I et II.
15 Août 1909

BIOSPEOLOGICA

XII [1]

AMPHIPODES

(PREMIÈRE SÉRIE)

PAR

ED. CHEVREUX

Correspondant du Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

Famille des **Gammaridae**

Genre **METACRANGONYX** nov. gen.

Corps comprimé, lisse. Organes de vision non apparents. Antennes supérieures plus longues que les antennes inférieures et possédant un flagellum accessoire ; troisième article du pédoncule remarquablement long. Pédoncule des antennes inférieures très allongé, flagellum court. Bord libre de la lèvre antérieure convexe. Mandibules robustes, processus molaire bien développé, palpe très court. Lèvre postérieure ne possédant pas de lobes internes. Lobe interne des maxilles antérieures très large, bordé de nombreuses soies. Lobe interne des maxilles postérieures portant deux rangées de soies au bord interne. Maxillipèdes normaux. Gnathopodes postérieurs plus

(1) Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XI, ces ARCHIVES, tome VI, VII, VIII et IX de la 4e série, et tome I de la 5e série.

volumineux que les gnathopodes antérieurs et plus grands chez le mâle que chez la femelle. Péréiopodes des deux dernières paires d'égale taille ; article basal largement ovale. Uropodes des deux premières paires bien développés. Uropodes de la dernière paire très courts, branche interne rudimentaire. Telson très petit, entier.

Ce nouveau genre, assez voisin du genre *Eucrangonyx* Stebbing, en diffère surtout par l'état rudimentaire du palpe des mandibules, par le grand développement du lobe interne des maxilles antérieures et par les nombreuses soies dont il est garni, enfin, par les deux rangées de soies latérales fixées au lobe interne des maxilles postérieures. Ces deux derniers caractères rapprochent le genre *Metacrangonyx* des *Gammarus*, mais il s'en écarte bien nettement par les proportions rudimentaires des appendices du dernier segment de l'urosome.

Metacrangonyx longipes nov. sp.

(Planche I. Figures 1-24.)

Cuevas del Drach, Mallorca, îles Baléares, 26 avril 1905, n° 87, 1 ♂, 1 ♀. Dans le Lago Negro et dans le Lago de las Delicias, dont l'eau était douce à l'époque de la pêche.

Femelle. — Corps comprimé, mesurant 3 mm. de longueur dans la position où il est figuré. Couleur (après un long séjour dans l'alcool) d'un blanc verdâtre translucide, avec de larges taches d'un vert olivâtre.

Tête presque aussi longue que l'ensemble des deux premiers segments du mésosome. Lobes latéraux assez saillants, arrondis à l'extrémité.

Plaques coxales des quatre premières paires plus hautes que les segments correspondants du mésosome et portant de petites épines au bord inférieur. Plaques coxales de la quatrième paire fortement échancrées au bord postérieur. Lobe antérieur des

plaques coxales de la cinquième paire moins haut, mais plus large, que le lobe postérieur. Plaques épimérales du dernier segment du métasome terminées en arrière par un petit prolongement dentiforme.

Organes de vision non apparents.

Antennes supérieures presque aussi longues que le corps. Premier article du pédoncule volumineux, aussi long que la tête, dilaté dans sa partie médiane. Deuxième article un peu plus long que l'article précédent, mais n'atteignant pas la moitié de sa largeur. Troisième article presque aussi long que le premier. Flagellum principal n'atteignant pas tout à fait le double de la longueur du pédoncule et comprenant dix-neuf articles finement ciliés. Flagellum accessoire aussi long que l'ensemble des deux premiers articles du flagellum principal et composé de deux articles d'égale taille, suivis d'un troisième article très court.

Antennes inférieures n'atteignant pas la moitié de la longueur des antennes supérieures. Pédoncule presque aussi long que celui des antennes précédentes, son cinquième article étant à peine plus court que le quatrième. Flagellum un peu plus long que le dernier article du pédoncule et comprenant sept articles modérément ciliés.

Bord libre de la lèvre antérieure régulièrement convexe.

Mandibule gauche robuste. Lobe tranchant armé de six dents. Lobe accessoire bidenté, suivi d'une rangée de sept épines barbelées. Processus molaire volumineux, très saillant. Palpe remarquablement court et grêle, presque rudimentaire, bien que composé de trois articles. Deuxième article un peu plus long que le premier. Troisième article plus court que chacun des deux articles précédents et portant trois petites soies terminales.

Lobe tranchant de la mandibule droite armé de cinq dents. Lobe accessoire bidenté, un peu plus court que celui de la mandibule gauche.

Lèvre postérieure ne possédant pas de lobes internes. Lobes

latéraux arrondis au bord distal et finement ciliés au bord interne. Prolongements postérieurs arrondis à l'extrémité.

Lobe interne des maxilles antérieures très large, bord distal portant quatorze soies ciliées. Lobe externe armé de dix épines, pour la plupart barbelées. Palpe dépassant l'extrémité du lobe externe et terminé par cinq petites épines, dans la maxille gauche, et par trois dents obtuses, accompagnées d'une épine, dans la maxille droite.

Lobes des maxilles postérieures d'égale taille. Lobe externe ne portant de soies qu'au bord distal. Lobe interne portant deux rangées de soies au bord interne.

Lobe interne des maxillipèdes bien développé, portant trois grosses épines et quelques soies au bord distal. Lobe externe atteignant au delà du milieu du deuxième article du palpe et portant de fortes épines au bord interne. Palpe bien développé. Troisième article atteignant les deux tiers de la longueur du second. Quatrième article dactyliforme, presque aussi long que l'article précédent.

Gnathopodes antérieurs courts et grêles. Bord antérieur de l'article basal fortement convexe dans sa partie distale. Article méral quadrangulaire, bord inférieur garni de quelques soies. Carpe très développé, ovalaire, portant de longues soies au bord postérieur. Propode quadrangulaire, n'atteignant que la moitié de la longueur du carpe, deux fois aussi long que large et légèrement dilaté dans sa partie distale. Bord antérieur convexe. Bord postérieur concave, formant avec le bord palmaire un angle légèrement aigu, presque droit. Dactyle peu courbé, aussi long que le bord palmaire.

Gnathopodes postérieurs plus longs et plus robustes que les gnathopodes antérieurs. Article basal dilaté dans sa partie distale. Article méral rectangulaire. Carpe piriforme, deux fois aussi long que large. Propode un peu plus long que le carpe. Bord postérieur formant un angle obtus avec le bord palmaire, qui est armé de cinq fortes épines. Dactyle légèrement courbé, n'atteignant pas tout à fait la moitié de la longueur du propode.

Péréiopodes de la première paire très grêles, un peu plus longs que les gnathopodes postérieurs. Article méral presque aussi long que l'article basal. Carpe un peu plus court que le propode. Dactyle atteignant le tiers de la longueur du propode.

Péréiopodes de la deuxième paire de même forme, mais plus courts, que les péréiopodes précédents.

Péréiopodes de la troisième paire mutilés, mais devant être beaucoup plus courts que les suivants, à en juger d'après les dimensions de leurs trois premiers articles. Article basal ovalaire, sa largeur atteignant les deux tiers de sa longueur ; bord postérieur présentant quelques petites crénelures. Article méral n'atteignant pas tout à fait la moitié de la longueur de l'article basal.

Péréiopodes de la quatrième paire grêles et allongés, atteignant plus du double de la longueur des gnathopodes postérieurs. Article basal de même forme, mais beaucoup plus grand que celui des péréiopodes précédents. Article méral atteignant la moitié de la longueur de l'article basal. Carpe beaucoup plus allongé. Propode un peu plus long que le carpe et de même longueur que l'article basal. Dactyle robuste, presque droit.

Péréiopodes de la cinquième paire aussi longs que les péréiopodes précédents, dont ils diffèrent seulement par leur article basal plus dilaté, sa largeur atteignant les trois quarts de sa longueur.

Pléopodes normaux. Branches comprenant de huit à neuf articles.

Uropodes de la première paire robustes. Branches d'égale taille, atteignant les deux tiers de la longueur du pédoncule et portant chacune deux épines latérales et trois épines terminales.

Uropodes de la deuxième paire atteignant au niveau de l'extrémité des uropodes précédents. Branches un peu plus longues que le pédoncule et portant des épines latérales et des épines terminales.

Uropodes de la dernière paire extrêmement courts, n'attei-

gnant que le milieu des branches des uropodes précédents. Pédoncule très dilaté, aussi large que long. Branche externe étroite, atteignant les deux tiers de la longueur du pédoncule et portant deux épines terminales. Branche interne absolument rudimentaire, un peu plus large que longue, squamiforme.

Telson très petit, plus large que long, tronqué au bord distal, qui porte six courtes soies.

Male. — Exemplaire ne semblant pas adulte, incolore dans l'alcool, mesurant 2,5 mm. de longueur.

Lobes latéraux de la tête beaucoup plus saillants que chez la femelle.

Antennes supérieures un peu plus longues que le corps. Flagellum principal comprenant vingt-et-un articles. Flagellum accessoire triarticulé, un peu plus court que l'ensemble des deux premiers articles du flagellum principal.

Gnathopodes postérieurs (fig. 23 et 24) beaucoup plus robustes que ceux de la femelle. Carpe n'atteignant pas les deux tiers de la longueur du propode, qui est ovalaire et plus de deux fois aussi long que large. Bord palmaire armé de nombreuses épines. Dactyle long et grêle, atteignant près des trois quarts de la longueur du propode.

Autres appendices semblables à ceux de la femelle.

Gammarus sp.

Une vingtaine d'embryons d'un Amphipode, appartenant au genre *Gammarus* ou à un genre voisin, ont été capturés en même temps que la forme décrite ci-dessus. Ces embryons mesurent, en moyenne, 1,8 mm. de longueur. Ils sont caractérisés par l'absence d'organes de vision, par des antennes supérieures et inférieures très courtes et d'égale taille, par des gnathopodes antérieurs et postérieurs identiques et présentant un propode nettement piriforme, par des péréiopodes des trois dernières

paires grêles et d'égale taille, terminés par un dactyle très long, presque droit, par des uropodes de la dernière paire très allongés, la branche interne atteignant la moitié de la longueur de la branche externe, enfin, par un telson beaucoup plus long que large, fendu sur les deux tiers de sa longueur. Une nouvelle exploration de la grotte du Dragon permettra probablement de capturer des exemplaires adultes de cette espèce, qui, à première vue, semble nouvelle.

Genre **NIPHARGUS** Schiödte 1849

Niphargus Plateaui robustus Chevreux

Niphargus Plateaui robustus Chevreux (**1901**, p. 173-174, fig. 3).

Grotte de l'Oueil du Neez ou de Rébénacq, commune de Rébénacq, Basses-Pyrénées, France, 7 septembre 1905, n° 78. 1 jeune ♂ de 14 mm. de longueur.

Grotte d'Oxibar, commune de Camou-Cihigue, Basses-Pyrénées, France, 1 janvier 1906, n° 127. 1 ♂ adulte, de 21 mm. de longueur ; 3 ♀.

Petite grotte Lecenoby, commune d'Assurucq, arrondissement de Mauléon, Basses-Pyrénées, France, 2 et 3 janvier 1906, n° 129. 1 jeune ♂ ; 2 ♀, la plus grande mesurant 14 mm. de longueur.

Grotte de Marsoulas, commune de Salies-du-Salat, canton de Salies-de-Salat, Haute-Garonne, France, 12 août 1906, n° 151. 3 jeunes ♂, le plus grand mesurant 16 mm. ; 1 ♀ de 12 mm. de longueur, portant 27 embryons entre ses lamelles incubatrices.

Grotte Compagnaga Lecia, commune de Camou-Cihigue, canton de Tardets-Sorholus, Basses-Pyrénées, France, 2 et 5 janvier 1907, n° 188. 6 exemplaires, le plus grand ♂ mesurant 18 mm.

Grotte d'Arcy-sur-Cure, canton de Vermenton, Yonne, France, 16 septembre 1907, n° 193. 14 exemplaires, le plus

grand ♂ mesurant 14 mm. de longueur, et une vingtaine de très jeunes exemplaires de 2 à 5 mm. de longueur.

Habitat. — Les grottes du centre et du midi de la France. En dehors des localités citées plus haut, cette forme a été trouvée à Besse (Puy-de-Dôme), à Padirac (Lot), à Cambarès (Tarn) et dans les grottes de Sare (Basses-Pyrénées) et de Minerve (Hérault).

Niphargus Virei Chevreux

(Planche II, fig. 25-40)

Niphargus Virei Chevreux (**1896**, p. 136).
Niphargus Virei Chevreux (**1901**, p. 197-201, fig. 1-2).

Grotte de la Cuisance, les Planches, près Arbois, Jura, France, août 1906. 24 exemplaires de taille relativement petite, le plus grand mâle mesurant 22 mm.

Grotte de Baume-les-Messieurs, canton de Voiteur, Jura, France, 28 septembre 1907, n° 195. 102 exemplaires des deux sexes, les mâles étant aux femelles dans la proportion de deux à trois ; 26 embryons. — Dans le ruisseau le Dard, à la sortie de la grotte, n° 195 *ter*. 6 jeunes exemplaires, de longueur variant entre 6 et 10 mm.

Le Dr Racovitza (**1908**, p. 400) nous apprend que le Dard, en temps de crues, « envahit la grotte pour se déverser dans le grand couloir qui sert d'entrée ». Il n'est donc pas surprenant de trouver, en dehors de la grotte, quelques *Niphargus* ayant été entraînés par le courant. D'autre part, le changement de milieu doit tuer assez rapidement ces animaux. Il en est ainsi pour les *Niphargus* de la source de la Robine (Chevreux **1901**, p. 234), qui se trouvent en grand nombre dans le bassin d'émergence de la source et n'ont jamais été rencontrés dans la rivière qui sort de ce bassin.

Les nombreux exemplaires, en parfait état de conservation, recueillis par le Dr Racovitza, me permettent de donner une description complète du mâle de cette intéressante espèce, dont

la femelle a seule été décrite (1). Je n'avais eu, jusqu'ici, entre les mains que des mâles plus ou moins mutilés, chez lesquels les uropodes de la dernière paire, si fragiles chez les *Niphargus*, manquaient.

Male. — Corps comprimé, mesurant, en extension complète, 30 mm. de longueur.

Tête un peu moins longue que l'ensemble des deux premiers segments du mésosome. Lobes latéraux très saillants, arrondis à l'extrémité.

Plaques coxales des quatre premières paires beaucoup plus hautes que les segments correspondants du mésosome. Bord inférieur de ces plaques garni de petites épines. Plaques coxales de la quatrième paire très développées, échancrées au bord postérieur. Lobe antérieur des plaques coxales de la cinquième paire beaucoup plus haut que le lobe postérieur, mais n'atteignant que la moitié de la hauteur des plaques coxales de la quatrième paire. Angle postérieur des plaques épimérales des deux derniers segments du métasome à peine aigu, presque droit. Premier et deuxième segments de l'urosome portant chacun, au bord postérieur et de chaque côté de la ligne dorsale, un rang de quatre petites épines.

Organes de vision non apparents.

Antennes supérieures atteignant les trois quarts de la longueur du corps. Premier article du pédoncule assez grêle, aussi long que la tête. Deuxième article un peu plus court que le premier. Troisième article atteignant la moitié de la longueur de l'article précédent. Flagellum plus de deux fois aussi long que le pédoncule et composé d'une soixantaine d'articles finement ciliés. Flagellum accessoire biarticulé, aussi long que l'ensemble des deux premiers articles du flagellum principal.

Antennes inférieures n'atteignant pas la moitié de la longueur des antennes supérieures. Articles du pédoncule entière-

(1) L'exemplaire que M. Viré (**1900**, p. 38, pl. I, fig. 1) a figuré comme étant le mâle de *N. Virei* est une femelle, bien caractérisée par les proportions relatives des articles de la branche externe de ses uropodes de la dernière paire.

ment visibles en dehors de la tête. Quatrième et cinquième articles d'égale longueur. Flagellum un peu plus long que le dernier article du pédoncule et comprenant dix-huit articles finement ciliés.

Bord libre de la lèvre antérieure arrondi, abondamment cilié.

Mandibule gauche large et courte. Lobe tranchant armé de quatre fortes dents. Lobe accessoire tridenté, suivi d'une rangée de douze épines. Processus molaire robuste et proéminent. Palpe volumineux, beaucoup plus long que le corps de la mandibule. Deuxième article portant de longues soies au bord interne. Troisième article plus long que l'article précédent et portant une épaisse rangée de petites soies au bord interne, quatre rangées de soies dans sa partie médiane et une touffe de longues soies à son extrémité.

Mandibule droite ne différant de la mandibule gauche que par son lobe accessoire, terminé en pointe aiguë et denticulé au bord antérieur.

Lèvre postérieure possédant des lobes internes bien constitués et fortement ciliés. Lobes latéraux arrondis au bord distal. Prolongements postérieurs étroits, extrémité subaiguë.

Lobe interne des maxilles antérieures étroit et allongé, terminé par une rangée de six soies dans la maxille gauche et de sept soies dans la maxille droite (1). Lobe externe armé de sept grêles épines, fourchues pour la plupart. Palpe court, ne dépassant pas l'extrémité des épines du lobe externe. Deuxième article n'atteignant que le double de la longueur du premier et terminé par une touffe de petites soies.

Lobe interne des maxilles postérieures un peu plus court et plus étroit que le lobe externe et portant quelques petites soies au bord interne. Lobe externe portant de longues soies au bord distal.

Lobe interne des maxillipèdes assez court, bordé de longues

(1) Ces soies sont au nombre de huit chez certains exemplaires.

soies spiniformes. Lobe externe atteignant à peine au milieu du second article du palpe et bordé d'épines longues et grêles. Palpe très robuste. Deuxième article remarquablement développé, portant une rangée de longues soies au bord interne. Troisième article n'atteignant guère plus de la moitié de la longueur de l'article précédent, fortement dilaté dans sa partie distale et garni de nombreuses soies. Quatrième article un peu plus court que le troisième, dactyliforme, terminé en pointe aiguë.

Gnathopodes antérieurs assez robustes. Article basal volumineux, bord postérieur convexe, bords antérieur et postérieur garnis de longues et nombreuses soies. Article ischial portant une touffe de soies au bord postérieur. Article méral quadrangulaire, bord inférieur garni de nombreuses soies spiniformes. Carpe subtriangulaire, près de deux fois aussi long que large et portant de nombreuses soies spiniformes. Propode trapézoïdal, aussi large que long. Bord postérieur beaucoup plus court que le bord antérieur et garni de nombreuses touffes de soies. Bord palmaire portant une longue épine, avec laquelle l'extrémité du dactyle peut se croiser. Dactyle long et grêle.

Gnathopodes postérieurs à peu près de même forme que les gnathopodes antérieurs, mais plus longs et plus robustes. Propode subtriangulaire, beaucoup plus large que long. Bord postérieur fortement convexe, garni de nombreuses touffes de soies et séparé du bord palmaire par deux épines d'inégale taille, avec lesquelles l'extrémité du dactyle peut se croiser.

Péréiopodes des deux premières paires subégaux. Article basal presque aussi long que l'ensemble des trois articles suivants. Propode un peu plus long que le carpe. Dactyle robuste, atteignant la moitié de la longueur du propode.

Péréiopodes de la troisième paire un peu plus longs que les péréiopodes précédents. Article basal ovale, faiblement crénelé au bord postérieur. Carpe un peu plus long que l'article méral, mais beaucoup plus court que le propode. Dactyle assez faible.

Péréiopodes des deux dernières paires très allongés, ceux de la quatrième paire dépassant quelque peu en longueur les suivants et possédant un article basal plus large (1). Bord postérieur de l'article basal distinctement crénelé. Article méral, carpe et propode croissant progressivement en longueur, chacun d'eux étant un peu plus long dans les péréiopodes de la quatrième paire que dans ceux de la cinquième paire. Dactyle peu développé.

Pléopodes assez robustes. Branches plus longues que le pédoncule et comprenant une quinzaine d'articles.

Uropodes de la première paire robustes. Pédoncule garni de deux rangées d'épines. Branche interne un peu plus longue que la branche externe, mais beaucoup plus courte que le pédoncule.

Uropodes de la deuxième paire courts, leur extrémité n'atteignant que le milieu des branches des uropodes précédents. Branches subégales, aussi longues que le pédoncule.

Uropodes de la troisième paire beaucoup plus longs que ceux de la première paire. Pédoncule deux fois aussi long que large. Branche interne rudimentaire, n'atteignant guère que la moitié de la longueur du pédoncule et portant quatre épines au bord distal. Branche externe six fois aussi longue que le pédoncule. Premier article portant, au bord inférieur, de nombreuses épines et huit soies ciliées. Deuxième article atteignant les deux tiers de la longueur du premier.

Telson aussi large que long, fendu sur un peu plus de la moitié de sa longueur. Fente très ouverte. Lobes carrément tronqués à leur extrémité, qui est armée de cinq fortes épines, et portant, vers le milieu du bord externe, une épine et deux soies ciliées.

Femelle. — Longueur moyenne des femelles ovigères : 25 mm.

Antennes supérieures atteignant la moitié de la longueur

(1) Autant qu'il est possible d'en juger par les descriptions, souvent incomplètes, des auteurs, ce caractère est spécial au *Niphargus Virei*.

du corps. Flagellum composé d'une cinquantaine d'articles.

Deuxième article de la branche externe des uropodes de la dernière paire n'atteignant que le quart du premier article.

Autres appendices semblables à ceux du mâle.

Chez de très grandes femelles, atteignant 30 mm. de longueur, le propode des gnathopodes postérieurs se modifie et affecte une forme plus nettement triangulaire, le bord palmaire étant beaucoup plus long que le bord antérieur. Le dactyle fortement courbé, se croise avec le bord palmaire. C'est une de ces femelles qui a été décrite comme type de l'espèce (Chevreux, **1901** p. 198-199, fig. 1 et fig. 2, F). Cette forme semble très rare et je n'en ai vu que deux exemplaires.

Embryon. — Longueur 2,33 mm.

Plaques coxales des quatre premières paires beaucoup moins hautes que les segments correspondants du mésosome. Tous les segments du métasome et les deux premiers segments de l'urosome portant chacun trois longues soies au bord dorsal postérieur.

Antennes supérieures atteignant la moitié de la longueur du corps. Flagellum composé de sept articles. Flagellum accessoire bien conformé, biarticulé.

Antennes inférieures atteignant les deux tiers de la longueur des antennes supérieures. Flagellum comprenant quatre articles.

Propode des gnathopodes antérieurs un peu plus long que large.

Gnathopodes postérieurs de même forme, mais un peu plus grands que les gnathopodes antérieurs.

Péréiopodes différant à peine de ceux des adultes.

Branches des pléopodes ne possédant que trois articles.

Uropodes des deux premières paires atteignant au même niveau.

Uropodes de la dernière paire plus courts, mais plus robustes que chez l'adulte. Deuxième article de la branche externe atteignant le tiers de la longueur de l'article précédent.

Telson fendu sur les deux tiers de sa longueur. Lobes arrondis à l'extrémité et portant chacun deux épines distales et deux épines latérales.

Habitat. — En dehors des deux grottes citées plus haut, *N. Virei* a été trouvé dans la grotte des Nans, près Nozeroy (Jura), à Fontaine-Française (Côte-d'Or), dans la grotte de la Dragonnière (Ardèche) et dans l'Aven de Sauve (Gard). Enfin, l'étude plus complète de cette espèce m'a amené à reconnaître que le *Niphargus* de la source de la Robine (1) (Viré **1900**, p. 104 et Chevreux **1901**, p. 234), que j'avais pris pour une variété de *N. Plateaui*, n'était autre que la forme jeune de *N. Virei*.

J'ai eu occasion d'examiner un grand nombre de *Niphargus* de la source de la Robine, capturés à diverses époques de l'année sans jamais rencontrer un exemplaire adulte. Je n'ai vu qu'un seul mâle, de 20 mm. de longueur. Aucune des femelles ne portait d'œufs. Les adultes, qui doivent habiter la source hypogée, ne se laissent pas entraîner au dehors par le courant, soit parce qu'ils peuvent lutter avec plus d'énergie contre lui, soit parce qu'ils se tiennent habituellement plus loin de la sortie de la source.

Genre **GAMMARUS** Fabricius 1775

Gammarus pulex Linné

Dans la résurgence du ruisseau qui coule au fond de la grotte de Marsoulas, commune de Salies-du-Salat, Haute-Garonne, France, 12 août 1906, nº 151 *bis*. Quatorze exemplaires des deux sexes.

Habitat. — Très commune en France, où on la trouve depuis le niveau de la mer jusque dans les lacs les plus élevés des Pyrénées et des Alpes, cette espèce est répandue dans presque toute l'Europe et dans l'Asie centrale. Elle a été trouvée une fois en Algérie, à Tlemcen.

(1) Près Vic-les-Etangs (Hérault).

Gammarus Delebecquei Chevreux et de Guerne

Gammarus Delebecquei Chevreux et de Guerne (**1892**).

Source du Dard, près l'entrée de la grotte de Baume-les-Messieurs, canton de Voiteur, Jura, France, 28 septembre 1907, nos 195 *bis* et 195 *ter*. Nombreux exemplaires ♂ et ♀.

La plupart de ces *Gammarus* étaient fortement colorés, presque noirs (Racovitza **1908**, p. 400). Les autres, de couleur jaune rougeâtre, ne diffèrent pas morphologiquement des premiers. La couleur des *Gammarus* d'eau douce est, du reste, extrêmement variable, sans qu'il soit possible d'attribuer le fait à ces manifestations d'homochromie mimétique dont on connaît un certain nombre d'exemples chez les Amphipodes marins. J'ai trouvé récemment, dans le bassin d'eau chaude de Hammam-Berda, près Guelma (Algérie), une grande quantité d'exemplaires de *Gammarus pungens* Milne-Edw. Environ les deux tiers de ces animaux étaient d'un beau vert, tandis que les autres, recueillis exactement au même endroit du bassin, présentaient une coloration d'un jaune uniforme. Il s'agit, bien entendu, d'exemplaires adultes, des deux sexes.

Habitat. — L'est de la France : Lac d'Annecy et gorges du Fier (Haute-Savoie), résurgence du ruisseau de la grotte de la Balme (Isère), environs de Digne (Basses-Alpes), environs de Briançon (Hautes-Alpes). L'Alsace. La rive suisse du lac Léman.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1892 — Chevreux (E.) et J. de Guerne. Description du *Gammarus Delebecquei* nov. sp. du lac d'Annecy, suivie de quelques remarques sur les Amphipodes d'eau douce de la France. (*Bull. Soc. Zool. de France*, vol. xvii, p. 136-142, fig. 1-6).

1896. — Chevreux (E). Sur un Amphipode d'eau douce, *Niphargus Virei* nov. sp., provenant des grottes du Jura. *Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris*, vol. II, p. 136-137).

1900 — Viré (A). La Faune souterraine de France. (*Paris, Baillère*).

1901 — Chevreux (E.). Amphipodes des eaux souterraines de France et d'Algérie. (*Bull. Soc. Zool. France*, vol. xxvi, p. 168-179, 197-205, 211-222, 234-239, fig.).

1908 — Jeannel (R) et E.-G. Racovitza. Enumération des grottes visitées, 1906-1907 (2e série). Biospeologica IX. (*Arch. de Zool. exp.* 4e série, T. viii, no 4, p. 327-414).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

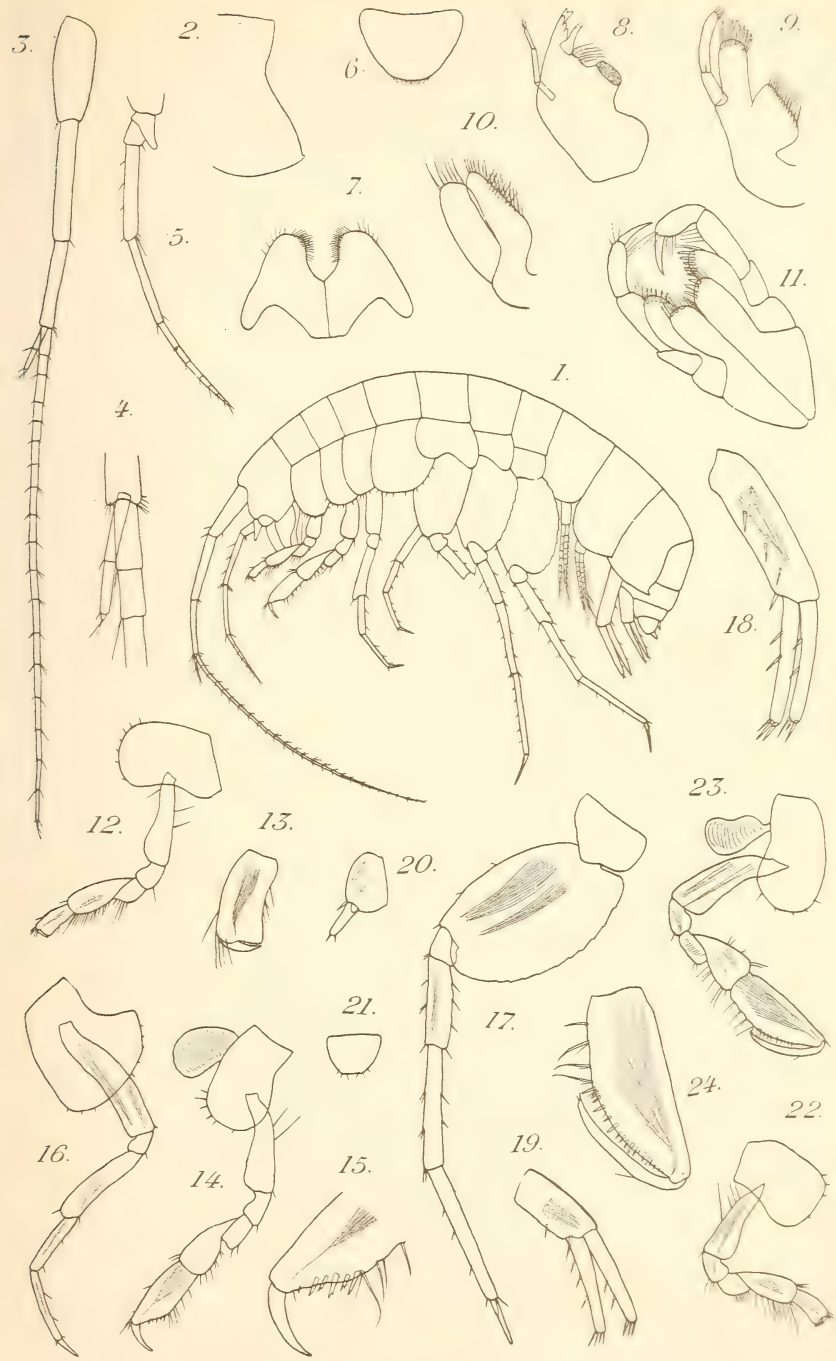
Metacrangonyx longipes nov. gen. et sp.

Fig. 1. Femelle, vue du côté gauche, × 20.
Fig. 2. Dernier segment du métasome ♀, × 37.
Fig. 3. Antenne supérieure ♀, × 37.
Fig. 4. Partie de la même antenne × 88.
Fig. 5. Antenne inférieure ♀, × 37.
Fig. 6. Lèvre antérieure ♀, × 68.
Fig. 7. Lèvre postérieure ♀, × 68.
Fig. 8. Mandibule gauche ♀, × 68.
Fig. 9. Maxille antérieure gauche ♀, × 68.
Fig. 10. Maxille postérieure gauche ♀, × 68.
Fig. 11. Maxillipèdes ♀, × 68.
Fig. 12. Gnathopode antérieur ♀, × 37.
Fig. 13. Propode du même gnathopode, × 88.
Fig. 14. Gnathopode postérieur ♀, × 37.
Fig. 15. Extrémité du même gnathopode, × 88.
Fig. 16. Péréiopode de la deuxième paire ♀, × 37.
Fig. 17. Péréiopode de la dernière paire ♀, × 37.
Fig. 18. Uropode de la première paire ♀, × 52.
Fig. 19. Uropode de la deuxième paire ♀, × 52.
Fig. 20. Uropode de la troisième paire ♀, × 52.
Fig. 21. Telson ♀, × 52.
Fig. 22. Gnathopode antérieur ♂, × 37.
Fig. 23. Gnathopode postérieur ♂, × 37.
Fig. 24. Extrémité du même gnathopode, × 68.

PLANCHE II

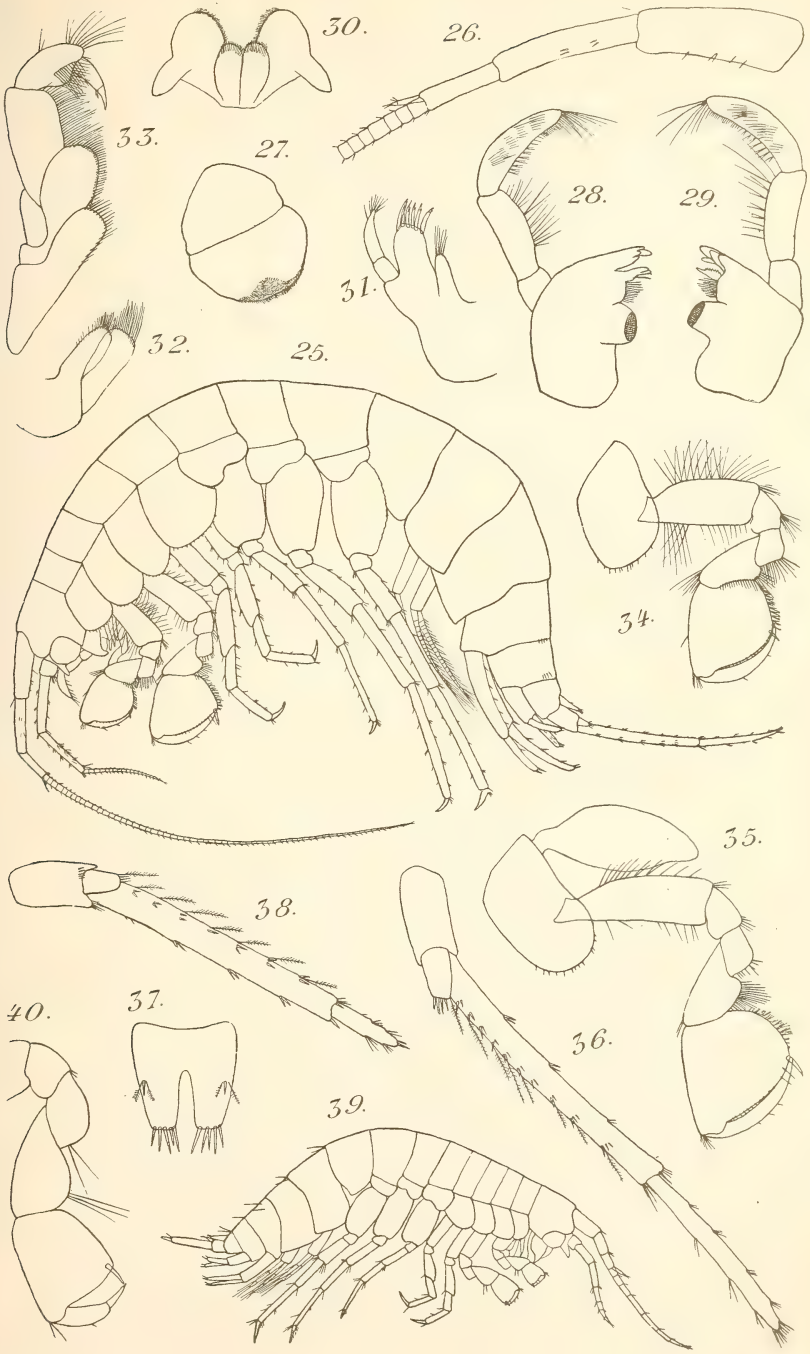
Niphargus Virei Ed. Ch.

Fig. 25. Mâle, vu du côté gauche, × 3,3.
Fig. 26. Pédoncule et partie du flagellum d'une antenne supérieure ♂, × 10.
Fig. 27. Lèvre antérieure ♂, × 14.
Fig. 28. Mandibule gauche ♂, × 14.
Fig. 29. Mandibule droite ♂, × 14.
Fig. 30. Lèvre postérieure ♂, × 14.
Fig. 31. Maxille antérieure gauche ♂, × 14.
Fig. 32. Maxille postérieure gauche ♂, × 14.
Fig. 33. Maxillipède ♂, × 14.
Fig. 34. Gnathopode antérieur ♂, × 7.
Fig. 35. Gnathopode postérieur ♂, × 7.
Fig. 36. Uropode de la dernière paire ♂, × 10.
Fig. 37. Telson ♂, × 14.
Fig. 38. Uropode de la dernière paire ♀, × 10.
Fig. 39. Embryon, × 20.
Fig. 40. Gnathopode postérieur de l'embryon, × 77.



Ed. Chevreux, del. *Eug. Morieu, imp.* *de Masin, sc.*

Metacrangonyx longipes nov. gen. et sp.



Ed. Chevreux, del. *Eug. Morieu, imp.* *de Masin, sc*

Niphargus Virei Ed. Ch.

On peut se procurer à la librairie REINWALD, 61, rue des Saints-Pères, Paris-VIe, les mémoires isolés à partir du tome I de la 4e série jusqu'au tome VII. Ceux parus dans les tomes VIII et suivants sont mis en vente à la librairie A. SCHULZ, 3, place de la Sorbonne, Paris-Ve. Voici le prix pour ceux parus dans les tomes I, II et III :

	PRIX fr.	c.
P. BOUIN et P. ANCEL. — Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. 87 p., 4 fig., 3 pl. doubles dont deux en couleurs (1903)...	9	»
P. BOUIN. — Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des [illegible]tions ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingu*[illegible] 51 p., 2 pl. dont une double (1905).....	4	50
P. BOUIN et P. ANCEL. — La glande interstitielle du testicule chez le Cheval. 44 p., 1 pl. simple en couleurs et 2 doubles en couleurs (1905).....	7	»
L. BOUTAN. — Les perles fines. Leur origine réelle. 44 p., 7 fig., 1 pl. double (1904).	4	50
L. BRASIL. — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. 165 p., 24 fig., 5 pl. dont deux en couleurs (1904).....	12	»
L. BRASIL. — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. 22 p., 2 fig., 1 pl. simple (1905).....	2	»
E. BUGNION et N. POPOFF — La spermatogénèse du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm.). 51 p., 4 pl. doubles (1905).....	10	»
G. CHICHKOFF. — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy 9 pl., 1 pl. (1903).....	1	25
L. CUÉNOT. — L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes. 15 p., 1 pl. double en couleurs (1905).....	2	50
Y. DELAGE. — Sur les mouvements de torsion de l'œil. 36 p., 1 fig., 5 pl. doubles (1903).....	6	50
Y. DELAGE. — Élevage des larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*. 16 p., 12 fig., 1 pl. et : La parthénogenèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. 4 p. (1904).....	3	»
A. DRZEWINA. — Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. 194 p., 9 fig., 1 pl. double en couleurs (1905).....	9	50
L. FAUROT. — Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies. 42 p., 14 fig., 4 pl. (1903).....	6	50
J. GAUTRELET. — Les pigments respiratoires et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur. 143 p. (1903).....	4	50
F. GUITEL. — Descriptions comparatives des *Lepadogaster bimaculatus* Pennant et *microcephalus* Brook. 138 p., 11 fig., 1 pl. en couleurs (1904)...	8	»
P. HALLEZ. — Observations sur le parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez *Bougainvillia*. 12 p., 1 pl. (1905).....	1	50
A. de KOROTNEFF. — Résultat d'une expédition zoologique au lac Baïkal pendant l'été de 1902. 26 p., 12 fig., 1 c. (1904).....	3	»
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites, avec la description des Diplopodes par H. W. BRÖLEMANN. 53 p., 24 fig. (1904).....	5	50
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Notes sur les Infusoires endoparasites. — I. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq parasite d'*Audouinia tentaculata*. — II. *Opalina saturnalis* Léger et Duboscq parasite de *Box boops* L. 20 p., 3 fig., 1 pl. (1904).....	2	50
P. MARCHAL. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. 80 p., 5 pl. doubles dont 4 en couleurs (1904).....	12	50
P. MITROPHANOW. — Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies. 27 p., 39 fig. (1903).....	5	»
S. MOTZ-KOSSOWSKA. — Contributions à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. — I. Hydraires gymnoblastiques. 60 p., 13 fig., 1 pl. double (1905).....	5	50
D.-N. VOINOV. — La spermatogénèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. 99 p., 6 fig., 5 pl. (1903).....	9	»

Pour les volumes suivants les prix des mémoires sont indiqués sur la couverture.

MICROGRAPHIE - BACTERIOLOGIE

E. COGIT & Cie

36, Boulevard Saint-Michel, Paris

CONSTRUCTEURS D'INSTRUMENTS ET D'APPAREILS POUR LES SCIENCES

Ateliers et Magasins d'expédition : 25, rue Denfert-Rochereau

Dépôt pour la France des Microscopes E. Leitz

Microtomes MINOT et Microtomes de toutes marques. — *Produits chimiques et colorants spéciaux pour la Micrographie et la Bactériologie.* — Dépôt des Produits de GRUBLER et Cie, de Leipzig. — Etuves à culture, Autoclaves, Installations complètes de Laboratoires, Milieux de cultures stérilisés. — Nouveaux appareils LATAPIE pour la séparation du Sérum du sang.

Nouvel appareil microphotographique COGIT

Téléphone 812-20

Impressions Artistiques

PHOTOTYPIE

J. BIENAIMÉ

REIMS

Illustration d'Ouvrages d'Art et de Science

Diplômes — Catalogues — Programmes

CARTES POSTALES

FONTENAY-AUX-ROSES (SEINE) — IMP. L. BELLENAND

XLIIe VOLUME N° 3 SEPTEMBRE 1909

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET **E.-G. RACOVITZA**

PROFESSEUR ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

Tome II ✻ Numéro 3

A.-P. DUSTIN.

Contribution à l'étude du thymus des Reptiles.
Cellules épithéloïdes, cellules myoïdes et corps de Hassal.

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Prix : 14 francs
Paru le 10 Septembre 1909

Smithsonian Institution
OCT 11 1909
National Museum

Les mémoires publiés dans les *Archives* paraissent isolément ; le volume sera donc composé d'un nombre variable de fascicules.

ARCHIVES
de
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale,** fondées en 1872 par Henri de Lacaze-Duthiers, comptent actuellement 42 volumes publiés qui sont en vente au prix de **50** francs le volume cartonné.

Le prix de l'abonnement pour un volume à partir de la 5e série est de :

50 francs pour Paris — **52** francs pour les départements et l'étranger.

Chaque volume comprend au moins 40 feuilles de texte illustrées de nombreuses figures et accompagnées de planches hors texte en noir et en couleurs. Il se compose d'un nombre variable de fascicules, plus quelques feuilles de **Notes et Revue.**

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale** forment, en réalité, deux recueils distincts dont les buts sont différents :

I. — Les **Archives** proprement dites sont destinées à la publication des mémoires définitifs étendus et pourvus le plus souvent de planches hors texte. Les volumes paraissent par fascicules, chaque fascicule ne comprenant le plus souvent qu'un seul mémoire.

II. — Les **Notes et Revue** publient de courts travaux zoologiques, des communications préliminaires et des mises au point de questions d'histoire naturelle ou de sciences connexes pouvant intéresser les zoologistes. Cette partie de la publication ne comporte pas de planches mais toutes les sortes de figures pouvant être imprimées dans le texte. Elle paraît par feuilles isolées, sans périodicité fixe, ce qui permet l'impression immédiate des travaux qui lui sont destinés.

L'apparition rapide, l'admission des figures et le fait que les notes peuvent avoir une longueur quelconque, font que cette partie des **Archives** *comble une lacune certaine parmi les publications consacrées à la Zoologie.*

Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirages à part de leurs travaux (brochés sous couverture spéciale avec titre, s'il s'agit de mémoires parus dans les **Archives** proprement dites). Ils peuvent en outre s'en procurer un nombre plus considérable à leur frais, d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	1 feuille
Les 50 exemplaires.....	**5** fr.	**7** fr. **50**	**10** fr.
Couverture avec titre, en sus.....	**5** fr.	**5** fr.	**5** fr.

A ce prix il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu. Ce prix varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. A titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivant comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en photocollographie ou lithographie, tirage en une seule teinte. **10** fr.

Planche gravée sur cuivre ou lithographie en plusieurs teintes..... **20** fr.

Les travaux destinés à servir de thèses de doctorat sont reçus aux mêmes conditions que les travaux ordinaires.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

Les articles publiés dans les **Notes et Revue** peuvent être rédigés en **français,** en **allemand,** en **anglais,** ou en **italien ;** ils sont rémunérés à raison de **10** centimes la ligne. *Pour faciliter l'impression correcte des notes en langues étrangères, il est recommandé d'envoyer à la place du manuscrit une copie à la machine à écrire.*

Les travaux destinés aux **Archives de Zoologie expérimentale** et aux **Notes et Revue** doivent être envoyés à l'un des Directeurs :

M. G. Pruvot, Laboratoire d'anatomie comparée, Sorbonne, Paris-ve ;

M. E. G. Racovitza, 112, boulevard Raspail, Paris-vie.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome II, p. 43 à 227, pl. III à V.
10 Septembre 1909.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU THYMUS DES REPTILES

CELLULES ÉPITHÉLOÏDES CELLULES MYOÏDES ET CORPS DE HASSAL

PAR

LE Dr A.-P. DUSTIN

Bruxelles

TABLE DES MATIÈRES

I. Introduction 45
Ire Partie : Etat actuel de nos connaissances sur la structure du Thymus des Reptiles 48
A) *Le Thymus : ganglion lymphatique* 49
B) *Le Thymus dérivé branchial* 50
I. *Etat actuel de nos connaissances sur l'origine et l'évolution des petites cellules thymiques* 56
Théorie de la pseudomorphose 57
Téorie de la transformation 57
Théorie de la juxtaposition 62
II. *Etat actuel de nos connaissances sur l'origine et l'évolution des corps de Hassal.* 63
Les corps de Hassal sont d'origine épithéliale 66
Les corps de Hassal sont d'origine vasculaire 71
III. *Etat actuel de nos connaissances sur l'origine et l'évolution des formes cellulaires atypiques du Thymus* 75
Les cellules myo-épithéloïdes 76
Les cellules muqueuses 82

Les cellules à bordure en brosse, cellules ciliées et kystes à épithélium cilié. 83
Les cellules granuleuses 85
IV. *Résumé de nos connaissances sur l'histologie et l'histogenèse du Thymus et sur les fonctions probables de cet organe* 87
IIe Partie ; Matériel et Technique 92
IIIe Partie ; Description du Thymus des Rèptiles 94
I. *Thymus de Tortue grecque adulte* 95
Les petites cellules thymiques 96
Les cellules granuleuses du Thymus 101
Les cellules myo-épithéloïdes 107
a) Formes et dimensions de ces cellules 108
b) Structure du noyau de ces cellules 110
c) Structure du cytoplasme de ces cellules 112
α) C. épithéloïdes 113
β) C. à striation concentrique ou longitudinale 114
γ) C. myoïdes 115
d) Groupement de ces cellules 119
1° Rapport des cellules myo-épithéloïdes entre elles 119
2° Groupement en colonies des cellules myo-épithéloïdes 121
e) Origine de ces cellules 127
f) Evolution de ces cellules 133
II. *Thymus de Lacerta viridis adulte* 135
Les petites cellules thymiques 136
Les cellules conjonctives 137
Les cellules granuleuses 140
Les cellules myo-épithéloïdes 141
a) Groupement de ces cellules 142
b) Position des cellules dans les lobules thymiques et rapports de ces cellules entre elles et avec d'autres cellules intrathymiques 144
c) L'origine et l'évolution de ces cellules 146
La vascularisation de ce Thymus 155
III. *Thymus de Coronella lævis adulte* 157
Les petites cellules thymiques 157
Les cellules conjonctives 158
Les cellules granuleuses 158
Les cellules myo-épithéloïdes 159
Les capillaires 162
IV. *Tableau résumant la structure du Thymus de quelques Reptiles* 167
V. *Particularités de certains de ces Thymus au point de vue :* .....
a) Des petites cellules thymiques 172
b) Des cellules granuleuses et des leucocytes 174
c) Des cellules myo-épithéloïdes 176
d) Des formations kystiques intrathymiques 180
VI. *Quelques notions sur l'histogenèse du thymus des Reptiles* 182
a) Les petites cellules thymiques 183
b) Apparition des cellules myo-épithéloïdes 184
c) Développement des capillaires 186
VII. *L'involution du Thymus des Reptiles* 187
IVe Partie ; Considérations générales sur le Thymus des Reptiles, la signification morphologique et physiologique probable de ses éléments constituants ; ses variations fonctionnelles 192
Ve Partie ; Conclusions 211
Index bibliographique 215
Explication des Planches 223

I. INTRODUCTION

Nos connaissances concernant la physiologie du thymus et surtout la pathologie de cet organe, sont encore singulièrement réduites.

Les recherches entreprises dans ce domaine, recherches d'ailleurs peu nombreuses, ont fourni des résultats qui, s'ils sont encourageants, n'ont pas permis, jusqu'à présent, de saisir avec quelque certitude les fonctions et la raison d'être de la glande thymique.

Peut-être faut-il en rechercher la raison dans l'insuffisance des résultats positifs fournis par l'analyse histologique. D'autres organes, en effet, tels que l'hypophyse, la thyroïde, les glandes surrénales ont pu être bien plus facilement étudiées grâce à la connaissance exacte de leur origine, de leur structure, et de tous les points essentiels de leur histogénèse ou de leur organogenèse.

Le thymus, au contraire, semble avoir défié la sagacité des chercheurs à tel point qu'à l'heure présente l'accord n'est point fait entre les morphologistes sur des faits fondamentaux tels que la nature et l'origine des petites cellules thymiques ou la valeur et la signification des corps de Hassal.

Longtemps considéré comme l'équivalent des ganglions lymphatiques, le thymus, que l'on croyait devoir partager les fonctions de ces organes, fut laissé dans l'oubli. La constatation banale de son atrophie rapide chez l'homme et les mammifères en général, l'avait fait d'ailleurs ranger parmi les organes transitoires peu dignes d'exciter la curiosité.

Cependant la découverte de l'origine branchiale des ébauches thymiques et de la transformation ultérieure de ces ébauches épithéliales en tissu d'aspect lymphoïde est venue montrer la différence profonde qui sépare le ganglion lymphatique et la glande thymique, celle-ci se distinguant d'ailleurs de celui-

là par l'existence de formations spéciales, connues depuis fort longtemps : les corps concentriques de Hassal.

Des recherches ultérieures firent découvrir dans le thymus les formations cellulaires les plus disparates, telles que cellules striées, cellules ciliées, cellules muqueuses, cellules géantes, cellules granuleuses, etc., etc., tant et si bien que loin de se simplifier, le problème de l'histologie fine du thymus n'a fait que s'obscurcir et rendre cet organe de plus en plus énigmatique.

Nous essaierons de montrer dans la première partie de ce travail la diversité des opinions émises à propos de l'origine et de la signification fonctionnelle des différentes variétés de cellules constituant le parenchyme thymique.

Cet état de choses ne doit pas nous étonner. Il est incontestable que le thymus est un des organes les plus compliqués, et de plus, un organe — nous le verrons dans les pages qui vont suivre — continuellement modifié et remanié, par la pénétration d'éléments exogènes, les modifications de la vascularisation, les mitoses de cellules préexistantes, la nécrose de cellules plus anciennes, le tout étant compliqué encore par des phénomènes de phagocytose très spéciaux.

C'est dire la prudence avec laquelle les recherches doivent être conduites dans ce domaine. A chaque pas se soulèvent des problèmes cytologiques ou histogénétiques nouveaux. Il est utile de les aborder un à un, et de ne poser de conclusion générale qu'après les avoir tous résolus de façon satisfaisante.

C'est en nous efforçant de suivre cette ligne de conduite que nous avons entrepris les recherches que nous allons exposer.

Nous nous sommes adressé à un groupe zoologique, les Reptiles, encore fort peu exploré au point de vue du thymus. D'emblée, le matériel nous a paru extrêmement favorable tant par la beauté des tissus que par l'infinie variété des formes cellulaires qui s'y rencontrent. Nous n'avons pas l'intention de chercher à résoudre dès à présent tous les problèmes qu'il convient d'aborder dans une étude d'ensemble sur le thymus

des Reptiles. Nous avons choisi dans cette vaste question un point : « l'origine et la signification de certaines formations spéciales au thymus telles que les cellules myoïdes, les cellules épithéloïdes, les corps de Hassal. »

Mais les investigations poursuivies dans ce domaine, à première vue très limité, nous obligeront à aborder presque toutes les questions essentielles de l'anatomie du thymus, entre autres l'origine et le cycle évolutif des petites cellules thymiques, la valeur et la nature des corps de Hassal, la structure fine et la raison d'être des cellules musculaires striées.

Chacune de ces questions mériterait à elle seule une étude spéciale poursuivie dans différents groupes zoologiques. Nous croyons faire œuvre plus utile en nous limitant pour le moment à l'étude des Reptiles. Cette étude nous a d'ailleurs conduit à une conception nouvelle de la valeur des différents éléments thymiques. Nous serions trop heureux si ces recherches encore incomplètes pouvaient aider à déchiffrer un des problèmes morphologiques, physiologiques, pathologiques qui se posent depuis tant d'années à propos du thymus.

Dans la première partie de ce travail, nous exposerons l'état actuel de nos connaissances histologiques relatives au thymus en général et à celui des Reptiles en particulier.

La seconde partie fournira au lecteur quelques renseignements concernant le matériel qui a servi à nos recherches et les procédés techniques par lesquels il fut traité.

La troisième partie, purement descriptive, comprendra la description complète de quelques types de thymus (Ophidiens, Sauriens, Chéloniens) et la description plus succincte de quelques représentants de chaque type.

Dans la quatrième partie nous nous occuperons de la discussion et de l'interprétation des faits observés, pour réunir dans la cinquième partie les conclusions d'ensemble par lesquelles nous terminerons ce travail.

Ces recherches furent entreprises dans le courant de l'année 1907 dans le laboratoire de M. le professeur Prenant, à

la Faculté de médecine de Paris. L'accueil que nous y reçûmes nous a laissé un souvenir ineffaçable. Les conseils les plus précieux, un matériel riche et varié, l'hospitalité la plus large nous ont permis de mener à bien ces recherches. Qu'il nous soit permis d'en présenter l'hommage à M. le professeur Prenant comme un témoignage bien modeste de notre profonde gratitude.

Ce travail fut achevé à l'Institut d'anatomie de Bruxelles dans le laboratoire de M. le professeur Brachet. C'est pour nous un agréable devoir à remplir que de l'en remercier ici.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES SUR LA STRUCTURE DU THYMUS DES REPTILES

Il n'existe pas, à notre connaissance de travail d'ensemble sur le thymus des Reptiles, envisageant à la fois l'organogénèse, l'histogénèse et l'histologie fine aux différents âges et aux différentes saisons de l'année Nous aurions voulu combler cette lacune ; malheureusement, de telles recherches exigent un matériel à la fois très abondant et très varié qu'il est fort difficile de se procurer, et qui nous oblige à nous limiter pour le moment.

Les travaux de Prenant (1894, 1896, 1898) et Prenant et Saint-Rémy (1903), sur les dérivés branchiaux des Reptiles ceux de Van Bemmelen (1885, 1889, 1903) et de Maurer (1885, 1888, 1889), sur le même sujet, nous ont fourni des renseignements précieux sur l'origine du thymus, des glandules thymiques, des glandules carotidiennes, des corps post-branchiaux, etc., de ce groupe zoologique. Au point de vue de l'histologie fine, nous ne trouvons dans la littérature que des données éparses et très incomplètes. Parmi les travaux récents, il n'y a guère que ceux de Pensa (1902, 1905), qui nous four-

nissent quelques renseignements sur la structure du thymus de quelques Ophidiens. Encore ce matériel n'a-t-il pas fait l'objet d'une étude spéciale de la part de cet auteur, et ne nous fournit-il que des résultats relativement rares et très incomplets.

Aussi sans avoir l'intention de refaire l'analyse bibliographique minutieuse de tout ce qui a été fait dans le domaine qui nous occupe, analyse pour laquelle nous renverrons aux travaux de Prenant, de Ghika (1901), de Hammar (1905-1908), par exemple, sommes-nous obligé de parcourir rapidement tous les travaux ayant pour objet, non seulement le thymus des Reptiles mais encore le thymus des autres Chordés. C'est qu'en effet tous les problèmes essentiels concernant soit la morphologie, soit l'histogénèse du thymus se sont posés d'abord chez les Mammifères, et plus récemment seulement chez les Poissons, les Batraciens ou les Oiseaux (Nusbaùm et Machowsky (1902), Nusbaùm et Prymak (1901), Prymak (1902), Hammar (1905-1908), Weissenberg (1907), Pensa (1902-1905), etc.).

Force nous est donc d'analyser les résultats de ces recherches pour bien montrer les questions irrésolues ou incomplètement résolues, en dégager l'état actuel de nos connaissances sur la morphologie du thymus et indiquer les points que l'étude du matériel nouveau et exceptionnellement favorable, fourni par les Reptiles, pourra préciser sinon trancher définitivement.

A) Le Thymus ganglion lymphatique

Nous ne reviendrons plus sur cette théorie fort ancienne et abandonnée d'ailleurs depuis bon nombre d'années ! Déjà en 1885, Flemming et Schedel, sans se prononcer sur l'origine, ni la nature des cellules thymiques, faisaient ressortir les différences profondes qui séparent le thymus d'un ganglion lymphatique.

La disposition des enveloppes et de la charpente conjonctives.

l'aspect et la disposition des cellules et surtout les zones de prolifération de celles-ci établissaient entre les deux organes de nombreux points de dissemblance. On sait en effet que dans le ganglion lymphatique, le centre germinatif se trouve au centre de l'organe et que là seulement se trouvent des cellules en division caryocinétique active ; la disposition inverse est au contraire réalisée dans le thymus, le centre de l'organe étant occupé par des éléments anciens, souvent en voie de dégénérescence, toujours lâchement unis entre eux, tandis que la périphérie de chaque lobule thymique est bourrée de cellules jeunes, petites, se divisant activement et très serrées les unes contre les autres.

L'assimilation du thymus à un ganglion lymphatique ne pouvait être admise que pour autant que l'origine des deux organes fut identique. Dans ces conditions, le thymus devait dériver d'une ébauche mésodermique pure.

Les premières recherches embryologiques un peu précises vinrent ruiner cette conception en démontrant péremptoirement l'origine branchiale du thymus.

B) Le Thymus dérivé branchial

L'origine branchiale du thymus fut constatée d'abord chez les Mammifères et vérifiée ensuite chez presque tous les Chordés.

Dès 1881, Stieda, plus tard Born (1883), de Meuron (1886), Verdun (1887), Prenant (1894), Hammar (1905), Stöhr (1906), démontrèrent, chez les Mammifères, l'origine endodermique du thymus aux dépens de la 3e poche branchiale, qui, outre le thymus, fournit également l'ébauche des glandules thymiques.

Toutes les fentes branchiales paraissent avoir été primitivement appelées à donner naissance à des nodules de tissu thymique.

Nous venons de dire que chez les Mammifères, la 3e fente

branchiale est seule à fournir une ébauche thymique. Chez les Oiseaux, ce rôle est dévolu aux 3e et 4e fentes branchiales [De Meuron (1886), Van Bemmelen (1885-1903), Mall (1887), Verdun (1897)]. Chez les Amphibiens anoures (Maurer) (1888), la 1re fente donnerait un nodule thymique voué à l'atrophie précoce, tandis que le lobe principal de la glande serait fourni par la 2e poche branchiale. A partir des Urodèles, et à mesure que nous descendons l'échelle des Chordés, nous voyons les ébauches thymiques se multiplier. C'est ainsi que chez le Triton, la Salamandre, les 5e, 4e et surtout 3e poches branchiales donnent des ébauches thymiques définitives, tandis que les 1re et 2e poches donnent de petites ébauches transitoires. [Maurer (1888)]. Chez les Téléostéens, la 1re fente donne seule une ébauche atrophique, les 2e, 3e, 4e et 5e fentes produisant du tissu thymique [Maurer (1885)].

Chez les Sélaciens ce sont respectivement les 2e, 3e, 4e et 5e fentes, chez Acanthias [Dohrn (1884-85)], 2e, 3e, 4e, 5e et 6e chez Raja [Beard (1894-1900)] et les 2e, 3e, 4e, 5e, 6e, 7e et 8e fentes chez Heptanchus [Dohrn (1884-85)] dont les parois se modifient et donnent naissance à des bourgeons se transformant bientôt en tissu lymphoïde.

Chez les Cyclostomes enfin [Schaffer, (1894)] [Verdun (1894)], 7 fentes branchiales donnent chacune naissance à deux ébauches, l'une ventrale, l'autre dorsale.

Les Reptiles occupent, au point de vue des origines du thymus, un rang intermédiaire dans la série des Chordés.

Les recherches de de Meuron (1886), de Van Bemmelen (1886, 1887, 1888, 1889, 1903), de Maurer (1899) et surtout celles plus récentes de Prenant (1894, 1896, 1898) et de Prenant et Saint-Remy (1905), ont déterminé les origines des nodules thymiques chez les Ophidiens, les Sauriens et les Chéloniens.

En 1886, de Meuron signale l'existence de quatre fentes branchiales chez l'embryon de Lacerta viridis. La 2e, la 3e et peut-être la 4e de ces fentes produisent par bourgeonnement

de leur paroi dorsale des sortes d'appendices qui se transforment ultérieurement en thymus.

Au cours du développement ces différentes ébauches se réunissent entre elles et constituent ainsi l'organe définitif.

Vers la même époque Van Bemmelen (1889) décrit cinq fentes branchailes chez l'embryon de Lacerta. Les 4e et 5e fentes s'atrophient rapidement tandis que les 2e et 3e donnent naissance aux thymus.

Le même auteur attribue ce rôle aux 4e et 5e fentes, chez *Tropidonotus natrix* et aux 2e (simple bourgeon) et 3e fentes (évaginations multiples) chez *Chelonia viridis*.

En 1899, Maurer reprend l'étude de séries d'embryons de *Lacerta viridis*, confirme les recherches de de Meuron, concernant l'existence de quatre fentes chez cette espèce et fait dériver les thymus des trois premières. La 1re fente donne un bourgeon thymique dorsal très petit et s'atrophiant rapidement, la 2e fente donne naissance au thymus antérieur et la 3e fente par deux bourgeons — dorsal et ventral — au thymus postérieur.

Enfin en 1903, Prenant et Saint-Remy (1903) étudient à nouveau sur un matériel abondant et varié, l'évolution des dérivés branchiaux des Sauriens et des Ophidiens, et arrivent aux conclusions suivantes en ce qui concerne l'organogénèse des glandes thymiques : Chez l'Orvet, les 2e et 3e fentes donnent chacune une évagination dorso-interne devenant respectivement le thymus antérieur et le thymus postérieur.

Chez Lacerta, la 2e fente fournit l'ébauche du thymus antérieur et la 3e fente donne deux ébauches, l'une dorsale, assez considérable, l'autre ventrale, petite, qui en se fusionnant constituent le thymus postérieur.

Chez les Ophidiens (particulièrement *Coluber Æsculapii* et *Tropidonotus natrix*) les 1re et 2e fentes donnent des ébauches thymiques transitoires, la 3e fente un nodule thymique, et les 4e et 5e fentes respectivement le thymus antérieur et le thymus postérieur.

Si l'origine des différentes ébauches thymique est toujours branchiale, nous voyons que le nombre de ces ébauches, et les poches branchiales dont elles dérivent peuvent varier d'un groupe à l'autre, ou même chez les différents représentants d'une même espèce. Ce qui est identique chez tous les Chordés c'est la structure histologique de ces premiers rudiments thymiques.

Les différents auteurs que nous venons de citer ont tous constaté, aussi bien chez les Mammifères que chez les Sauropsides ou les Ichtyopsides, que les premières ébauches thymiques sont constituées par des tubes épithéliaux.

De l'endoderme de la 3e fente branchiale chez les Mammifères, par exemple, se détache un bourgeon constitué par une assise de cellules cylindriques délimitant une lumière centrale. Bientôt ce bourgeon se dirige vers la ligne médiane et s'allonge en se ramifiant ; les cellules épithéliales qui le constituent, se multiplient activement, se superposent les unes aux autres et finissent par effacer la cavité qui occupait le centre de l'ébauche.

A ce moment le cytoplasme des cellules thymiques se modifie, des vacuoles apparaissent en son sein, et transforment bientôt ces cellules primitivement prismatiques en cellules étoilées constituant entre elles un réticulum d'origine épithéliale. On peut trouver dans un même bourgeon thymique toutes les étapes de ces transformations qui ne débutent pas simultanément dans toute l'étendue de l'ébauche embryonnaire.

Ces faits, bien établis, vérifiés récemment par Hammar (1905) et Bell (1905) et retrouvés par nous chez l'embryon humain avec la plus grande netteté, peuvent être considérés comme définitivement démontrés.

Cependant l'aspect nettement lymphoïde du thymus, la ressemblance frappante surtout chez les Mammifères, entre les petites cellules du thymus et les lymphocytes du sang circulant, des ganglions lymphatiques ou de la moelie osseuse

devait ouvrir à nouveau la discussion au sujet d'un fait capital : Y a-t-il identité entre la petite cellule thymique et la forme de globule blanc dite lymphocyte ? Si l'origine épithéliale des ébauches thymiques doit s'imposer de prime abord à tout observateur impartial, il est permis de se demander si cette ébauche doit être considérée comme la souche de tous les éléments thymiques futurs, ou simplement comme un organe transitoire, destiné à être envahi par des cellules étrangères et à n'avoir d'autre rôle que de servir de support à ces dernières ? La question est fondamentale et son intérêt — tant au point de vue théorique qu'au point de vue plus immédiat de la physiologie ou de la pathologie — saute aux yeux.

Nous devons malheureusement reconnaître que les travaux les plus récents nous ont apporté des résultats contradictoires et qu'il est impossible actuellement de décider de l'origine épithéliale-endodermique ou leucocytaire-mésodermique, des éléments essentiels du thymus, si l'on n'a pour s'orienter que les recherches de ses devanciers.

Au point de vue qui nous intéresse particulièrement dans ce travail, nous aurons à prendre position dans la question.

Nous voulons rechercher l'origine, la valeur et la signification de formes cellulaires très spéciales ; aussi devons-nous connaître la généalogie de tous les éléments dont ces formes pourraient dériver.

Si l'évolution d'une cellule peut nous laisser supposer ses origines, celles-ci peuvent avec plus de certitude encore nous faire préjuger de son évolution.

La bibliographie spéciale du thymus des Reptiles — nous l'avons dit plus haut — n'est pas assez riche pour nous fournir tous les éléments d'une mise au point des différents problèmes histologiques que nous aurons à rencontrer.

Force nous est d'analyser les travaux relatifs au thymus des autres Vertébrés ; ce ne sera pas peine perdue ; nous verrons ainsi se poser tous les problèmes, se dégager toutes les questions controversées, en même temps que nous trouverons des points

de comparaison précieux entre les différents types de Reptiles et les Oiseaux, les Poissons, les Amphibiens ou les Mammifères.

La structure générale du thymus est assez connue aujourd'hui pour que nous n'en donnions pas ici une longue description qui d'ailleurs ne se rapporterait pas avec exactitude à tous les Vertébrés.

Un grand nombre de formes cellulaires très différentes entrent dans la constitution du parenchyme thymique. Parmi ces formes, deux sont constantes chez tous les vertébrés ; c'est d'abord, la *petite cellule thymique* appelée par beaucoup d'auteurs *lymphocyte,* à cause de sa ressemblance avec les petits leucocytes mononucléaires ; ce sont ensuite les grandes cellules claires groupées le plus souvent en cercles concentriques et donnant lieu aux formations connues depuis fort longtemps sous le nom de *corps concentriques* ou *corps de Hassal.*

A ces deux éléments fondamentaux viennent s'ajouter des cellules variables en qualité et en quantité suivant l'espèce, l'animal considéré, l'âge de cet animal ou encore la saison pendant laquelle ont été faites les observations. Nous citerons, par exemple : *les grandes cellules épithéloïdes isolées, les cellules musculaires striées, les cellules muqueuses, les cellules à bordure en brosse ou à bordure ciliée, les cellules géantes multinucléées, les cellules granuleuses, les vésicules à épithélium cylindrique simple, cilié ou non,* etc.

Cette classification nous fournira les divisions de cette première partie de nos recherches :

§ 1. L'origine et l'évolution (état actuel de nos connaissances sur) des petites cellules thymiques.

§ 2. *Id.*, des corpuscules concentriques de Hassal.

§ 3. *Id.*, des formes cellulaire atypiques.

§ 4. Résumé de nos connaissances histologiques et histogénétiques sur le thymus et sur les fonctions probables de cet organe.

Chapitre Premier

État actuel de nos connaissances sur l'origine et l'évolution des petites cellules thymiques.

A première vue, le parenchyme thymique d'un vertébré quelconque suffisamment jeune, se trouve essentiellement constitué par l'agglomération d'innombrables cellules, très petites à noyau plus ou moins régulièrement sphérique, très chromatique, à protoplasme très réduit, difficilement visible même, sans le secours de puissants objectifs. Ces cellules, très semblables aux lymphocytes et identifiées d'ailleurs fort souvent à ces derniers, sont surtout abondantes à la périphérie des lobules thymiques où elles sont étroitement appliquées les unes contre les autres. Le centre des lobules est constitué par des cellules analogues, mais de taille légèrement supérieure à celle des premières, et beaucoup plus lâchement unies entre elles. La présence de mitoses, dont le nombre varie avec différents facteurs (âge, saison, animal), à la périphérie des lobules, et à la périphérie seulement, nous expliquent ces différences d'aspects qui, légitiment — dans une certaine mesure tout au moins — la distinction de deux zones dans chaque follicule thymique : une *zone corticale* formée de cellules jeunes très abondantes, et une *zone médullaire* formée de cellules plus avancées dans leur évolution, comme Schedel le faisait déjà remarquer en 1885. Cette disposition différencie immédiatement le thymus des ganglions lymphatiques dont la zone germinative est centrale.

Le problème qui devait immédiatement se poser était celui-ci : « Comment, aux dépens des tubes ou bourgeons épithéliaux issus de l'endoderme des fentes branchiales, se différencie le tissu *d'aspect* lymphoïde du thymus ? »

Trois théories très différentes, se sont jusqu'à présent appli-

quées à expliquer le mécanisme de ces modifications histologiques.

Ce sont, par ordre d'ancienneté : la théorie de la « substitution » ou de la « pseudomorphose » ; la théorie de la « transformation » ; la théorie de la « juxtaposition ».

1) La Théorie de la pseudomorphose ou de la substitution :

Consiste essentiellement à admettre la transformation du tissu épithélial des ébauches thymiques, en tissu lymphoïde pas substitution aux cellules épithéliales, de lymphocytes venus de l'extérieur et remplaçant peu à peu tous les éléments endodermiques branchiaux. De ceux-ci ne persisteraient que quelques rares vestiges formant dans la zone médullaire des lobules, les corps spéciaux, dits « corpuscules de Hassal » dont nous aurons à parler plus loin. Dans cette manière de voir le thymus en état d'activité est donc formé de cellules blanches et partage par conséquent lesfonctions des organes lymphatiques.

Cette théorie, la plus ancienne en date, fut particulièrement soutenue par His en 1880 et Stieda en 1882.

2) La Théorie de la transformation :

Consiste à considérer les cellules épithéliales des ébauches thymiques primitives comme cellules souches des éléments lymphoïdes.

Après s'être divisées un certain temps en conservant leur caractère épithélial, les cellules des bourgeons thymiques entrent en repos. A ce moment, ces cellules se modifient, et prennent en se vacuolisant l'aspect de cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements (Hammar (1905) (Bell (1905). Après cette période de repos, les noyaux entrent en divisions caryocinétiques répétées et donnent naissance à d'innombrables petites cellules rondes d'aspect lymphoïde donnant

bientôt à l'organe sa structure définitive. Le thymus à ce stade est donc constitué par un réticulum d'*origine épithéliale* renfermant dans ses mailles des lymphocytes également d'origine épithélial.

Il est d'ailleurs bien démontré que le réticulum du thymus en activité ne présente aucune des réactions de la substanc conjonctive (Pensa (1902-1905) (Ghika) (1901).

Dans cette manière de voir tous les éléments du thymus sont donc d'origine épithéliale endodermique.

La plupart des auteurs modernes se rallient à cette conception, nous citerons, Kölliker (1852), O. Schultze, Maurer, Stohr (1906), Prenant (1894), Prenant et Saint-Remy (1903), Nüsbaum et Machowsky (1902), Prymak (1901), Nüsbaum et Prymak (1901), etc.

L'origine épithéliale des cellules lymphoïdes admise, se posait immédiatement la question: «les lymphocytes issus des ébauches thymiques sont-ils de véritables petits leucocytes mononucléaires, et en ont-ils les propriétés, ou bien ne sont-ils que des cellules d'*aspect* lymphocytique et concourrent-ils à imprimer au thymus une activité physiologique spéciale.

Cette question a été résolue dans des sens très différents.

Beard (1894-1900), au cours de ses recherches sur le thymus, de *Raja batis* notamment, fut amené à considérer cet organe comme l'origine de tous les leucocytes de l'économie. Il induisait cette conclusion de l'absence de toute cellule blanche dans les différents tissus de l'embryon, alors que la transformation lymphoïde du thymus s'était déjà accomplie et devait aux yeux de l'auteur préparer la souche de tous les leucocytes.

Cette théorie unanimement rejetée aujourd'hui fut accueillie à son apparition, non sans une certaine faveur. On put invoquer dans la suite de nouvelles recherches pratiquées dans d'autres domaines et tendant à démontrer l'origine de cellules migratrices aux dépens d'ébauches épithéliales (Klaatsch, Davidoff, Retterer, Rudinger).

Quel que soit le bien fondé de ces différentes observations,

les théories de Beard ne sont pas applicables au thymus ; toutes les recherches ultérieures, notamment celles de Bryce chez *Lepidosiren* et celles toutes récentes de Stöhr (1906) l'ont définitivement démontré. Ce dernier auteur a, en effet, trouvé des leucocytes dans le pronephros de *rana* alors que les ébauches thymiques avaient encore leur structure épithéliale typique.

Cet argument est décisif et permet à Stöhr de conclure avec d'autres : « Die thymus ist ein rein epitheliales organ, von Anfang bis zù Ende so gùt wie etwa eine Speicheldrüse ».

Ce qui rappelait la phrase de Bell (1905) : « Practically all the reticulum of both cortex and medulla, as well as the lymphocytes, are, therefore of epithelial origin. »

Conclusions catégoriques après d'autres moins affirmatives comme celle de Prenant et Saint-Remy (1903) : « Nous n'oserions cependant affirmer la provenance épithéliale des éléments lymphatiques du thymus et c'est plutôt faute d'avoir constaté l'immigration des leucocytes que nous concluons à leur origine autochtone ».

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est bien difficile de préciser de façon certaine la destinée des cellules lymphoïdes d'origine thymique.

En 1901, Nüsbaum et Prymak reconnaissent, tout en rejetant les théories de Beard, que chez l'animal vieux (Téléostiens), les lymphocytes peuvent quitter les limites du thymus et se répandre dans le tissu conjonctif voisin. Il est permis de se demander si l'observation d'images semblables à celles que Prymak et Nüsbaum ont eu sous les yeux ne peut mener à une conclusion toute différente : chez l'animal vieux, ce ne sont pas les petites cellules thymiques lymphocytiques qui envahissent le tissu conjonctif périthymique mais bien celui-ci qui circonscrit de plus en plus étroitement les lobules thymiques, les pénètre peu à peu et finit par les dissocier complètement. L'étude de quelques formes d'involution du thymus des Reptiles nous permettra d'apprécier cette manière de voir.

Plus récemment, de nouvelles recherches de Hammar (1905) et d'un de ses élèves H. Rudberg (1907) ont apporté des arguments nouveaux en faveur de la nature lymphoïde des cellules thymiques.

Dans ses premières recherches sur le thymus, Hammar (1905) n'avait pu se prononcer de façon catégorique sur l'origine et la nature des petites cellules thymiques. En 1907, cet auteur reprit l'étude de la question au moyen de deux nouvelles méthodes : d'une part l'examen des cellules fraîches obtenues par frottis, d'autre part l'observation des modifications du parenchyme thymique sous l'influence de l'irradiation. Ces recherches amenèrent Hammar à poser les conclusions suivantes :

1) Les lymphocytes thymiques comme ceux du sang ont un protoplasme basophile.

2) Les lymphocytes thymiques ont des *mouvements amiboïdes.*

3) Ils ont la même sensibilité aux rayons X que les lymphocytes du corps.

4) Lorsqu'on soumet le thymus à l'action des rayons X, apparaît une couche limitante d'aspect épithélial. Cet aspect n'est pas dû comme le veut Stöhr (1906), à la transformation des lymphocytes en épithélocytes, mais bien à la disparition des lymphocytes et à la mise en évidence du réticulum.

H. Rudberg constate que par l'irradiation prolongée les cellules thymiques (lymphocytes et reticulumzellen) sont détruites.

Les lymphocytes sont cependant beaucoup plus sensibles que les cellules du réticulum. Si les premiers sont seuls détruits, les secondes peuvent en résorber les débris par phagocytose.

Toujours est-il que le thymus possède un pouvoir de régénération assez étendu. Si tous les lymphocytes et toutes les cellules du réticulum n'ont pas été détruites, celles qui restent reconstituent le thymus en se divisant méthodiquement. Si tous les lymphocytes ont été tués, on assiste à l'entrée de nou-

veaux lymphocytes dans le thymus. Cette entrée se ferait le long des gaines périvasculaires. (Nous attirons dès à présent l'attention sur ce fait dont nous aurons à reparler plusieurs fois au cours de nos recherches).

Nous voyons donc que HAMMAR et RUDBERG cherchent à assimiler entièrement les petites cellules thymiques aux petits leucocytes mononucléaires dont elles partageraient un certain nombre de propriétés. Ces auteurs, partis cependant de l'idée transformiste nous ramèneraient ainsi aux théories pseudomorphiques. Certaines critiques peuvent être adressées aux recherches de HAMMAR et RUDBERG.

HAMMAR nous dit avoir observé des mouvements amiboïdes dans des cellules obtenues par frottis de thymus. Deux objections se présentent à l'esprit : 1° les lymphocytes vrais ne possèdent pas de propriétés phagocytaires et n'ont, de ce chef, que peu ou presque pas de mouvements amiboïdes ; 2° le thymus peut renfermer — et nous le signalerons plus d'une fois au cours de nos recherches — un nombre très appréciable de leucocytes polynucléaires. Ce sont apparemment eux que Hammar a vu se mouvoir et se transformer dans ses préparations par frottis.

A HAMMAR et RUDBERG nous objecterons que les lymphocytes vrais ne sont pas seuls sensibles aux rayons X. Les spermatogonies et, en général, beaucoup de cellules en évolution, présentent la même sensibilité. Les petites cellules thymiques peuvent jouir de la même propriété sans devoir fatalement être assimilées à des lymphocytes.

Enfin nous dirons en ce qui concerne les observations de RUDBERG, que les gaines périvasculaires du thymus, sont continuellement parcourues par des éléments étrangers qui pénètrent dans le thymus. C'est un fait d'observation banale chez les Reptiles. Jamais nous n'avons vu les éléments entrés par cette voie donner naissance à de nouvelles petites cellules thymiques ou se substituer aux cellules thymiques préexistant.

Si nous ajoutons à cela que YVAR BANG en 1904 avait établi

des différences de composition chimique entre les lymphocytes thymiques et les lymphocytes du sang, nous aurons montré combien la théorie transformiste très séduisante, appuyée sur des faits nombreux et incontestables, soulève encore de problèmes restés irrésolus.

Les recherches de Hammar et Rudberg ne sont pas sans analogie avec celles plus anciennes de Ver Eecke (1899) à qui l'on doit

3) La Théorie de la juxtaposition

Pour Ver Eecke le tissu thymique résulte de la juxtaposition de deux tissus très différents vivant chacun d'une vie propre, un peu à la façon des algues et des champignons qui s'associent pour former les lichens.

Les cellules de l'ébauche épithéliale primitive du thymus persistent pendant toute l'existence de l'organe. Ces cellules évoluent à de certaines périodes d'activité fonctionnelle et se transforment en corpuscules concentriques auxquels est dévolue une fonction sécrétoire. Les petites cellules thymiques sont, par contre, de véritables éléments lymphatiques.

Le thymus est donc d'après Ver Eecke un tissu mixte, un tissu *lymphothélial.*

Cette conception amène l'auteur à d'intéressantes déductions sur la physiologie du thymus. Nous y reviendrons bientôt à propos des corps de Hassal.

Disons dès à présent que cette théorie participant à la fois des vues transformistes et pseudomorphiques nous paraît difficilement applicable aux Reptiles et même aux autres Vertébrés. L'étude de pièces très nombreuses nous a conduit à une conception diamétralement opposée.

D'ailleurs dans le travail de Ver Eecke, la lymphoïdisation du thymus est une affirmation qui n'est appuyée sur aucun fait précis, et que n'accompagne aucun renseignement. L'auteur voit bien des vaisseaux pénétrer dans la glande et des lymphocytes suivre ces vaisseaux. Mais si l'on n'a que

ce seul fait pour s'orienter, nous considérons qu'il est impossible de décider si les cellules périvasculaires entrent dans le thymus, ou bien en sortent, ou si ce sont bien des cellules exogènes et non de petites cellules thymiques surprises par le processus de néoformation vasculaire !

RÉSUMÉ

Il paraît impossible, après un simple examen bibliographique, de prendre position dans la question de l'origine et de la nature des petites cellules thymiques.

Un grand nombre de recherches faites par des observateurs de la qualité de Kölliker, Prenant, Stöhr, semble avoir assuré des bases définitives à la théorie transformiste. Si la majorité des histologistes s'y rallient, nous venons de voir qu'il a paru possible à plusieurs auteurs d'admettre l'identité des cellules thymiques et des lymphocytes. Nous ne nous rallierons pas à cette manière de voir, tout au moins en ce qui concerne les Reptiles ; nous croyons, en effet, et nous espérons pouvoir le démontrer plus loin, que beaucoup des arguments employés contre la théorie transformiste proviennent de confusion entre différents types de cellules, confusion bien excusable pour qui connaît la complexité extraordinaire du thymus.

L'examen de nos connaissances relatives aux corpuscules de Hassal nous permettra d'étudier l'évolution attribuée par certains auteurs aux petites cellules thymiques.

Chapitre II

État actuel de nos connaissances sur l'origine et l'évolution des « Corps de Hassal ».

Les *corpuscules concentriques* ou *corps de Hassal* du nom de celui qui les découvrit en 1849 sont des formations propres au thymus.

Leur structure et leur aspect sont très variables. Dans leur forme la plus typique — chez les Mammifères, par exemple — les corps de Hassal sont formés par l'agglomération de plusieurs cellules se groupant autour d'un centre commun. Ce centre peut être occupé par une cellule plus ou moins dégénérée par des débris nécrotiques ou par une cavité nettement délimitée. Autour du centre se trouve un ou plusieurs rangs de cellules, aplaties et se juxtaposant comme les écailles d'un bulbe d'oignon. Les cellules les plus centrales sont, en règle très générale, les plus dégénérées, tandis que les cellules périphériques offrent encore une structure nucléaire et protoplasmique normale.

Cette courte description ne s'applique qu'à une forme moyenne de corps de Hassal. Dans d'autres corpuscules concentriques plus compliqués, les cellules se groupent autour de plusieurs centres de manière à constituer des corpuscules de Hassal pluricentriques.

Tout à l'opposé de ces derniers peuvent aussi se rencontrer des corpuscules beaucoup plus simples formés de trois, deux ou même une seule cellule.

C'est ainsi que Ver Eeke, chez la grenouille, identifie aux corps de Hassal de grosses cellules isolées, striées concentriquement.

Nous aurons à revenir plus loin et très en détail sur cette identité de formations très différentes qui toutes sont les équivalentes des corpuscules concentriques.

Toujours est-il que les cellules qui par leur aspect, ou par leur groupement spécial contribuent à former les corps de Hassal, sont très différentes des petites cellules thymiques dont nous avons parlé dans le chapitre 1er. Ces dernières sont petites, à noyau très chromatique, à protoplasme rare. Les cellules de Hassal sont au contraire de grande taille, à noyau vésiculeux et habituellement peu chromatique, à protoplasme très abondant et souvent structuré de diverses façons.

De nombreuses théories se sont partagées la faveur d'ex-

pliquer l'origine et la signification des corpuscules de Hassal. On a voulu y voir tour à tour des signes de l'activité sécrétoire du thymus ou des signes de sa dégénérescence, les reliquats de l'ébauche épithéliale du thymus ou au contraire la trace de vaisseaux atrophiés.

Hassal (1846), et après lui Virchow, sans en définir l'origine précise, faisaient dériver les corpuscules concentriques de divisions cellulaires endogènes répétées.

Kölliker, en 1852, et Jendrassik, en 1856, les croyaient provenir de l'accumulation d'une substance amorphe, mal définie, autour de certaines cellules douées d'une activité probablement sécrétoire.

En 1853 Ecker soutient une idée analogue en affirmant que les corps de Hassal sont dus à la dégénérescence graisseuse d'amas de cellules grandulaires.

His en 1880, et Stieda en 1882, partis de leur théorie de la pseudomorphose (voir plus haut), estiment que les corpuscules de Hassal représentent les derniers vestiges encore doués d'un certain pouvoir évolutif, de l'ébauche épithéliale à laquelle se sont substituées les cellules lymphatiques.

Trois années auparavant, en 1877, Affanassiew avait émis une hypothèse radicalement opposée. Pour cet auteur, les formations concentriques du thymus sont dues à l'involution des vaisseaux du thymus. La présence de globules rouges altérés, souvent inclus dans d'autres cellules vient, selon cet auteur, donner la preuve indiscutable de l'origine vasculaire des corps de Hassal.

Avec les publications de His et Stieda d'une part, et de Affanassiew d'autre part, la question s'est vue nettement circonscrite. Le choix doit se faire — et constatons qu'il n'a pas encore été fait de façon définitive — entre deux hypothèses.

1° Les corpuscules de Hassal sont-ils d'origine épithéliale endodermique ?

2° Les corpuscules de Hassal sont-ils d'origine vasculaire ?

Nous croyons avoir nettement démontré l'origine mésodermique de ces énigmatiques corps de Hassal, du moins chez les Reptiles.

Pour mieux faire valoir les arguments que nous aurons à présenter, examinons comment et par qui ont été soutenues l'une et l'autre hypothèse.

A) Les Corpuscules de Hassal sont d'origine épithéliale

L'année même de la publication des recherches de Affanassiew, paraissait la thèse de Dahms (1877) dans laquelle l'auteur déclare ne pouvoir se rallier aux conclusions d'Affanassiew et considère les corps de Hassal comme les indices de la dégénérescence du thymus, d'accord en cela avec Ecker (1853), mais en opposition avec Friedleben.

En 1815 Monguidi appuyait la manière de voir de Dahms et distinguait les *vrais* corpuscules concentriques d'origine épithéliale, des *faux* corpuscules, provenant de l'altération de certains vaisseaux.

Les idées de His et Stieda (lococitato) concernant l'origine épithéliale endodermique des corps de Hassal furent reprises par la plupart des auteurs modernes ralliés à la théorie transformiste.

C'est ainsi que Nüsbaum et Prymak (1901) dont le premier devait complètement renier cette théorie, considérèrent les corps concentriques comme formés d'anciennes cellules épithéliales agglomérées et envahies par les leucocytes.

Prenant (1894) voit dans le réticulum de thymus jeunes, certaines cellules augmenter de volume, se grouper entre elles et constituer les premiers rudiments de corpuscules de Hassal.

Hammar (1905) retrouve dans le thymus de différentes espèces, de grosses cellules, dont les rapports avec le réticulum thymique lui paraissent indiscutables. Ces cellules isolées constituent les premières ébauches de corps de Hassal qui seront définitivement constitués par leur groupement

Voici comment Hammar (1905) explique ces modifications.

Tout d'abord on voit une cellule du réticulum — réticulum d'origine épithélial comme nous le disions plus haut — augmenter de volume et prendre peu à peu la forme sphérique. En même temps les cellules périphériques augmentent aussi de volume et viennent s'accoler à la première. Ces cellules périphériques sont toujours nettement reliées aux autres cellules du réticulum. Ce fait auquel Hammar attache une juste importance, avait été affirmé naguère par Prenant (1894). Ajoutons qu'il fut récemment combattu par Pensa (1905) qui pense que sur de bonnes préparations il n'est pas possible d'observer d'anastomoses entre les grandes cellules hassaliennes et les petites cellules réticulaires.

Bientôt — suivant Hammar — on voit les cellules centrales du corpuscule dégénérer, tandis que les autres cellules prennent souvent soit un aspect grossièrement fibrillaire, soit un aspect hyalin dû à la présence d'un colloïde, et rappelant certains stades de la keratinisation. A ce stade pénètrent dans le corpuscule des leucocytes souvent éosinophiles. Dès ce moment les grandes cellules dégénèrent rapidement du centre vers la périphérie du corpuscule.

Pour Hammar (1905), Affanassief aurait pris des leucocytes éosinophiles pour des érythrocytes dégénérés. L'origine vasculaire du corps de Hassal lui paraît insoutenable. Les corps de Hassal ne sont pas le témoignage de la dégénérescence du thymus mais sont au contraire les indices de l'activité de cet organe.

Ver Eecke (1899), dans ses très intéressantes recherches sur le thymus des Amphibiens admet également l'origine épithéliale des corps de Hassal simples ou composés.

Nous avons dit que cet auteur rejette et la théorie du pseudomorphisme et celle du transformisme pour les remplacer par sa conception du tissu lymphothélial où les corps de Hassal seraient épithéliaux et les petites cellules thymiques seraient leucocytaires.

L'auteur fait remarquer que les corps concentriques sont groupés dans la substance médullaire. Nous verrons bientôt que les corps de Hassal ou leurs équivalents ne sont pas du tout l'apanage de la zone médullaire des lobules thymiques mais qu'ils peuvent très bien se trouver également répartis dans les zones corticales et médullaires. Le groupement dans la partie centrale des lobules thymiques n'est bien souvent qu'un phénomène secondaire.

D'après Ver Eecke les corps concentriques jouiraient de propriétés glandulaires et se renouvelleraient très activement à certaines périodes de l'année. Les cellules hassaliennes tireraient leur origine de sortes de tubes épithéliaux situés au centre de l'organe, où elles prendraient naissance par karyokinèse, puis s'en détacheraient pour se répandre dans toute la substance médullaire.

On peut distinguer deux phases dans l'évolution de ces cellules :

Une phase d'évolution et une phase d'involution. La première phase se subdivise à son tour en phase de prolifération et en phase de croissance.

La phase de prolifération est caractérisée par de multiples cinèses d'éléments rappelant les lymphocytes mais à noyau plus clair et à spirème plus élégant.

Puis les cellules ainsi formées entrent dans la phase de croissance.

Leur protoplasme s'accroît et bientôt se strie concentriquement ; dès ce moment un corps de Hassal est constitué.

L'auteur distingue deux types extrêmes de cellules hassaliennes réunis par de nombreuses formes intermédiaires.

La cellule du 1er type est une cellule claire à contours bien nets. Celle du second type est au contraire ratatinée et à noyau à peu près invisible. La striation concentrique est pour Ver Eecke un phénomène secondaire.

La phase d'involution des corpuscules de Hassal est la résultante des phénomènes sécrétoires caractéristiques. Les cel-

lules hassaliennes représentent de véritables glandes holocrines, dont le protoplasme se détruit soit par vacuolisation centrale, soit par une sorte de fonte plasmique périphérique. L'excrétion des produits ainsi élaborés se ferait grâce à la contraction de fibres musculaires lisses répandues dans le parenchyme thymique. Ces fibres trouveraient leur origine dans les tuniques des artérioles thymiques.

Nous aurons à rappeler cette observation.

Rappelant les recherches d'Affanassiew, Ver Eecke estime que cet auteur s'est trompé à un double point de vue d'abord en prenant les vrais corpuscules de Hassal pour des érithrocytes dégénérés, ensuite en décrivant comme corpuscules de Hassal des formations endovasculaires. Un point très important constaté par Ver Eecke et vérifié par Hammar est la variabilité du nombre des corpuscules de Hassal suivant les saisons.

Les recherches de Ver Eecke sont des plus intéressantes à différents points de vue. Comme recherches d'histophysiologie elles ont certainement précisé de nombreux points encore fort mal connus concernant la structure et les variations fonctionnelles du thymus des Amphibiens.

Cependant nous considérons sa conception du tissu lymphothélial comme certainement erronée. De même l'origine des cellules hassaliennes et leur fonction sécrétoire ne sont rien moins que démontrées dans ce travail.

Ver Eecke a observé tous les faits qui eussent permis une démonstration complète. Sa filiation des différents éléments entre eux est seule inexacte.

L'observation des fibres musculaires lisses et de leur origine vasculaire lui faisait toucher du doigt des faits qu'un matériel plus abondant et plus favorable va nous permettre d'établir.

En 1901, Ghika, dans une thèse importante, reprenait l'étude normale et pathologique du thymus de l'homme et des Mammifères.

L'auteur estime que le thymus est avant tout formé d'un nombre considérable de globules blancs et de peu d'autres cellules rattachées à tort ou à raison aux cellules du réticulum et qui seraient épithéliales ou mésodermiques. « Les grosses cellules à protoplasme strié, dit-il, ressemblent à des cel-
« lules épithéliales ; par contre, les larges bandes protoplas-
« miques semées de noyaux qui forment la paroi de certains
« corps concentriques et qui résultent manifestement de la
« fusion des cellules étoilées du réticulum sont très probable-
« ment de nature mésodermique ; à deux reprises, en effet,
« nous les avons vues se continuer avec les cellules endothé-
« liales ayant proliféré de certains capillaires ».

Nous avouons ne pas comprendre ceci ; les cellules du réticulum sont d'origine épithéliale endodermique ; c'est un fait bien connu. On n'a jamais décrit, que nous sachions, de relations entre ces cellules et l'endothélium des capillaires thymiques.

Ghika conclut que des éléments très différents peuvent entrer dans la composition des corps de Hassal.

Les corpuscules jeunes sont d'après lui, formés de cellules épithéliales.

Les corpuscules plus évolués seraient souvent entourés d'une couche d'éléments mésodermiques. Le centre de tous les corpuscules peut être coupé par des éléments très variés.

La manière de voir de Ghika établit donc une sorte de transition entre les théories attribuant aux corps de Hassal une origine épithéliale et celles leur attribuant une origine mésenchymateuse.

Cette hypothèse se rattacherait assez étroitement aux théories de Amman (1882) et Watney (1882) pour qui le réticulum thymique est lui aussi de nature conjonctive. Leurs résultats ont malheureusement été controversés par toutes les recherches modernes.

Nous reviendrons plus loin sur les recherches de Ghika (1901) à propos des fonctions attribuées aux différents éléments constituants du thymus.

Enfin Bell (1905) estime également que les corpuscules de Hassal sont bien d'origine épithéliale ; ils ne doivent cependant pas être considérés comme de simples vestiges de l'ébauche thymique épithéliale primitive, mais comme des organes actifs doués de propriétés spécifiques.

Bell distingue différents types de corps de Hassal.

Le type ordinaire est formé de cellules à grand noyau clair groupées concentriquement autour d'une masse de substance colloïde. Celle-ci en s'accroissant provoque l'aplatissement de plus en plus prononcé des cellules qui l'environnent.

Le type épithéloïde est constitué par de très grandes cellules claires peu modifiées par la formation de colloïde.

Le type kystique se distingue par l'existence d'une grande vacuole centrale renfermant de la substance colloïde ; mais toujours dépourvue, d'après l'auteur, de débris d'érythrocytes.

Enfin on peut encore trouver des formes composées ou irrégulières de ces différents types.

L'auteur attache une importance toute particulière à la formation de colloïde, qu'il considère comme un phénomène fonctionnel. « The formation of colloïd, dit Bell, is an essential feature in the development of every corpuscule, and is not to be considered as a process of degeneration ». Il est à peine besoin de faire ressortir l'analogie qui existe entre ce résultat et ceux de Ver Eecke (lococitato) (1).

B) Les corps de Hassal sont d'origine vasculaire

La théorie de l'origine épithéliale des corps de Hassal a été, nous venons de le voir, bien et abondamment défendue.

Examinons à présent les arguments mis en avant par les partisans de la théorie vasculaire.

Affanassiew (1877) est le premier auteur qui ait rattaché,

(1) Mietens (1908) et Schaffer et Rabl. H. (1909) se rallient également à la théorie épithéliale.

la formation de corps concentriques de Hassal, à la dégénérescence des vaisseaux thymiques. D'après cet auteur, les vaisseaux du thymus n'auraient qu'une existence transitoire, et la glande serait le siège de phénomènes continus d'atrophie et de régénérescence vasculaire. Lors de la régression des capillaires thymiques on peut assister aux phénomènes suivants : tout d'abord le vaisseau s'étrangle de place en place et se divise en une suite de poches successives. Les globules rouges emprisonnés de cette façon dans les tronçons de capillaires ne tardent pas à dégénérer. En même temps l'endothélium vasculaire polifère, ses cellules s'agrandissent, phagocytent les débris d'hématies et constituent bientôt un amas de grosses cellules bourrées de substances hématiques, situé au milieu du parenchyme thymique et constituant un corps de Hassal.

Il y a donc lieu de distinguer d'après Affanassiew deux phénomènes essentiels : d'une part, oblitération du vaisseau avec dégénérescence successive des hématies, d'autre part prolifération de l'endothélium avec phagocytose des restes d'érythrocytes.

Cette théorie de l'origine vasculaire des corps de Hassal fut vivement attaquée de part et d'autre et repoussée par la plupart des histologistes ; nous avons cité plus haut les noms de Dahms (1877), Stöhr (1906), Hammar (1905), Bell (1905), Monguidi (1885), etc., qui tous n'ont jamais assisté à la régression de capillaires aboutissant à la formation de cellules hassalliennes.

Les idées d'Affanassiew ne répondent pas à la réalité, à beaucoup de points de vue. Il est certain que les phénomènes dominant qui se passent, au niveau des corpuscules concentriques ne sont pas l'érythrolyse et la phagocytose. Cependant à rejeter en masse cette théorie, beaucoup d'auteurs semblent s'être désintéressés complètement, et bien à tort, des modifications de la vascularisation du thymus.

Toutefois on signalait de temps en temps des faits, encore obscurs, souvent mal ou incomplètement interprétés, qui lais-

saient soupçonner l'existence de rapports étroits entre les vaisseaux et les corpuscules concentriques.

His en 1860 et 1862 faisait déjà remarquer, sans préciser ses descriptions, les rapports fréquents existant entre vaisseaux et corps de Hassal.

Cornil et Ranvier, Berlin, Paulitzky, Renaut nous apportaient des observations très semblables.

C'est ainsi que Renaut a pu observer maintes fois, une tige cellulaire pleine, partant d'un corps de Hassal et pouvant à la rigueur rappeler les restes d'un capillaire dégénéré.

Ranvier a pu isoler ces formations. Ce sont d'après lui des sortes de bourgeons creux *issus de la paroi d'un vaisseau* et se pédiculisant ensuite.

A ces observations éparses et encore imprécises est venu s'ajouter un travail important de Nüsbaum et Machowsky paru en 1902.

Après s'être rallié cependant à l'origine épithéliale des cellules de Hassal, Nüsbaum, dans ses nouvelles et très minutieuses recherches abandonne tout à fait cette hypothèse.

Pour Nüsbaum et Machowsky les corps concentriques des Téléostéens comme ceux des Amphibiens se créent par la prolifération des cellules des capillaires, non seulement par prolifération de l'endothélium, mais aussi par prolifération des cellules propres de parois vasculaires. Ces phénomènes viennent se compliquer d'érithrolyse et de phagocytose.

Nüsbaum et Machowsky (lococitat.) distinguent trois catégories de corpuscules ; les premiers sont de petits éléments, mal reconnaissables résultant de l'oblitération de petits capillaires par la prolifération de l'endothélium et des cellules de l'adventice de la paroi. Ces corpuscules correspondent aux faux corpuscules de Hassal de Monguidi (1885).

Les corpuscules de la seconde catégorie sont beaucoup plus grands et formés par l'association de cellules géantes. Enfin, dans la troisième catégorie, sont rangées de grandes cellules isolées à plasma granuleux.

Ces différentes formations sont toutes dues au rôle actif de l'endothélium, des cellules de la paroi propre du vaisseau, et des leucocytes thymiques et au rôle passif des globules rouges. Les principales étapes de ce processus sont : 1° le gonflement des cellules endothéliales qui oblitèrent bientôt le capillaire ; 2° l'arrivée de leucocytes ; 3° phagocytose des hématies par les leucocytes et aussi par les cellules endothéliales. Les corps concentriques ainsi formés ont une existence très éphémère. Ils ne tardent pas à disparaître soit qu'ils soient résorbés par les leucocytes, soit qu'ils subissent la dégénérescence vacuolaire.

Ces conclusions furent reprises la même année par Prymak (1902), élève de Nüsbaum. L'étude spéciale du thymus des Téléostéens amène cet auteur aux conclusions suivantes :

Les corps concentriques représentent les signes spécifiques de l'involution du thymus. Ils ne dérivent pas de cellules épithéliales mais bien de capillaires et de petits vaisseaux oblitérés. Les nombreuses cellules granuleuses éosinophiles que l'on rencontre dans le thymus sont d'après Prymak, et d'accord avec Nüsbaum et Weidenreich (1901), des leucocytes bourrés de déchets hématiques.

Les idées de Nüsbaum, Machowsky et Prymak se rapprochent considérablement de celles de Affanassiew qu'elles corroborent complètement.

Il paraît étrange, à première vue, que des phénomènes aussi nets que ceux observés par ces différents auteurs aient échappé à tant d'autres et puissent être niés par la majorité des auteurs modernes. La première idée qui vient à l'esprit est de croire à un malentendu sur la signification exacte du terme « corpuscule de Hassal ». Déjà, en 1885, Monguidi établissait la distinction entre vrais et faux corspuscules concentriques.

Nous croyons que là n'est pas cependant la cause de l'indécision où nous nous trouvons. Nous estimons que les observations de Affanassiew et de Nüsbaum et de ses élèves sont exactes à beaucoup de points de vue. Seule, la filiation de

certains éléments laisse à désirer. L'erreur a peut-être été d'attacher une importance beaucoup trop considérable à la destruction des hématies et à la phagocytose. C'est à ces conclusions surtout que se sont attaqués les travaux ultérieurs. Malheureusement la constatation de l'absence d'érythrolyse et de phagocytose a détourné beaucoup trop vite l'attention des phénomènes vasculaires pour faire adopter à nouveau l'hypothèse très aisée de l'origine épithéliale des corps de Hassal. Nous reprendrons plus loin cette discussion en jetant un coup d'œil d'ensemble sur la structure du thymus et ses fonctions probables.

Nous en terminerons avec les corps de Hassal en rappelant les travaux de Schambacher (1903). D'après cet auteur les corps de Hassal seraient les restes de canaux excréteurs atrophiés, comme en témoigne encore leur cavité centrale. Cette théorie basée sur de simples aspects histologiques ne répond à aucune réalité objective.

Chapitre III

État actuel de nos connaissances sur l'origine et l'évolution des formes cellulaires atypiques du thymus.

Tous ceux qui ont étudié le thymus soit des Mammifères soit surtout des Sauropsides ou des Ichtyopsides ont été frappés par la présence au sein de cet organe d'éléments bizarres, très variés et très difficiles à rattacher soit aux petits lymphocytes thymiques, soit aux corpuscules concentriques de Hassal.

Nous citerons par exemple les grandes cellules épithéliales ou mieux épithéloïdes, les cellules striées ou myoïdes, les cellules musculaires lisses (Ver Eecke), les cellules vaso-formatives (Ghika), les cellules muqueuses, les cellules à bordure en brosse, les petits kystes à bordure ciliée, les grandes cavités kystiques à épithélium cilié, les cellules géantes, les cellules

granuleuses de diverses espèces ; cellules eosinophiles, cellules hémoglobinifères, cellules à gros granules clairs (Cuénot), cellules granuleuses jaunâtres, etc., etc.

Tous ces éléments ont été décrits, comme des types spéciaux n'affectant que peu ou pas de rapports entre eux.

Aussi est-ce une des questions les plus laborieuses à résoudre que de classer ces différentes formes cellulaires, de leur assigner une origine précise et d'établir leur évolution.

Pour la facilité de l'exposé, nous distinguerons cinq catégories d'éléments : 1° les cellules myo-épithéloïdes ; 2° les cellules muqueuses ; 3° les cellules à brosses et les cellules ciliées et les kystes à bordure ciliée; 4° les cellules granuleuses ; 5° les cellules vaso-formatives.

1. Les cellules myo-épithéloides

Ce fut S. Mayer, en 1888, qui découvrit dans le thymus des Amphibiens des cellules très spéciales, assez volumineuses et rappelant, à s'y méprendre, les cellules musculaires striées dont elles possédaient la plupart des caractères histologiques.

Cinq ans plus tard Schaffer (1893) retrouve chez *Lophius* des éléments assez semblables, mais très dégénérés et se présentant sous forme de sarcolytes.

Depuis, la pupart des histologistes qui ont examiné le thymus d'Ichtyopsides ou de Sauropsides, ont retrouvé ces mêmes cellules, connues aujourd'hui sous le nom de « cellules myoïdes » ; à côté de ces éléments s'en trouvent d'autres d'aspect assez semblable, mais dépourvus soit de toute espèce de striation, soit seulement de la striation transversale caractéristique. Disons dès à présent que nous considérons ces deux formes comme identiques, dérivant des mêmes cellules souches et que c'est cette opinion qui nous a fait ranger dans un même chapitre et sous une même rubrique les cellules *myo-épithéloïdes*.

Les cellules striées furent particulièrement bien étudiées par Hammar (1905-1908), Pensa (1902-1905) et très spécialement par Weissenberg (1907).

Il est étonnant que Ver Eecke au cours de ses recherches sur le thymus de Rana n'ait pas rencontré d'éléments cellulaires striés transversalement, alors que les cellules myoïdes s'observent si facilement chez les Amphibiens. Ver Eecke a par contre représenté et décrit bon nombre de cellules arrondies « épithéloïdes » souvent striées concentriquement. C'est à ces éléments, souvent isolés, parfois groupés à trois ou quatre, que Ver Eecke (1899) réserve le nom de corpuscules concentriques ou de Hassal. Dans cette manière de voir il est certain que les éléments dont nous allons parler ici, et que nous décrirons en détail au cours de ce travail, sont identiques aux cellules décrites par Ver Eecke, et doivent donc être assimilées à des formations hassaliennes. Nous verrons après l'exposé de nos recherches ce qu'il faut penser de cette manière de voir. Rappelons encore que Ver Eecke a décrit au cours de ses recherches (1899) des fibres musculaires lisses paraissant provenir de la paroi des artérioles. Ces fibres musculaires auraient pour fonction, d'exprimer en quelque sorte, par leurs contractions, les produits de sécrétion élaborés par les corps de Hassal et de lancer ainsi ces produits de sécrétion dans le torrent circulatoire. L'importance fonctionnelle que l'auteur attache à cette observation nous paraît considérablement exagérée sinon complètement insoutenable. Par contre, cette observation est d'une importance morphologique considérable et paraît ne pas avoir attiré l'attention de l'auteur comme elle le méritait à cet égard.

Mais avant de poursuivre cet exposé disons quelques mots de la structure et de l'aspect histologique de ces étranges cellules myoïdes.

Hammar (1905) dont il n'est plus nécessaire de rappeler les belles et minutieuses recherches sur le thymus, a très exactement observé et décrit les cellules myoïdes.

Ces cellules sont ou bien allongées, fusiformes, ou cylindriques, ou plus souvent globuleuses. Toutes les étapes de la striation peuvent s'y rencontrer. Tantôt le protoplasme paraît

clair et homogène ; tantôt se manifeste une simple striation longitudinale dans les cellules allongées, concentrique, dans les cellules globuleuses ; tantôt enfin, à la striation longitudinale se surajoute la striation transversale typique plus ou moins parfaite, se disposant en séries linéaires dans le type cellulaire fusiforme, et en séries concentriques dans le type globuleux. Souvent ces différentes cellules, tant fusiformes que globuleuses, portent à leur surface des prolongements étoilés.

Les cellules globuleuses à striation concentrique simple sont considérées comme des corps de Hassal unicellulaire. Ces mêmes cellules très grosses à noyau turgescent avaient été prises par Fleischl en 1869 pour des cellules nerveuses ganglionnaires.

Ver Eecke en a fait comme nous l'avons vu des éléments sécrétoires.

Affanassiew (1887) les considérait comme les restes agglomérés de globules rouges, tandis que Nüsbaum les faisait dériver de l'endothélium vasculaire (1901).

Enfin S. Mayer en faisait des sarcolytes et Pensa, Hammar et Weissenberg établissaient les caractères histologiques musculaires de ces cellules.

Hammar (1905) fit cette importante constatation que le nombre des cellules myoïdes augmente au printemps pour diminuer en hiver.

Il ne croit pas à la fonction sécrétoire de Ver Eecke et n'arrive pas à se rendre compte de la raison d'être et de l'évolution précises de ces énigmatiques cellules.

Sont-ce vraiment des cellules musculaires ? Si elles en ont souvent tous les détails de striation, elles manquent toujours de sarcolemme et d'innervation, et leur excitation électrique reste sans effet (Hammar).

Tout récemment, Weissenberg (1907) reprenait à nouveau l'étude des cellules myoïdes des Oiseaux dans le laboratoire du professeur O. Hertwig.

Cet auteur a pu retrouver dans ces cellules tous les détails

de la striation musculaire, notamment l'existence de la raie Z (1).

Weissenberg distingue trois types de cellules striées.

Le type I est représenté par les cellules très allongées (bandförmig), à noyau bien net et à striation transversale *typique* et *totale*.

Dans le type II, se rangent les cellules à striation transversale localisée à une partie seulement du cytoplasme (partiell quergestreiften Zellen).

Appartiennent enfin au type III les cellules dont les fibrilles se disposent en cercles concentriques. Ces dernières cellules paraissent souvent en dégénérescence comme en témoignent le noyau ratatiné et peu visible, et la striation transversale généralement très effacée. Ces cellules du type III représentent le terme final de l'involution des cellules du type I et se retrouvent seules et en grande abondance dans les thymus d'oiseaux très âgés.

La présence au sein du thymus d'éléments musculaires (striation transversale, disques Z, disques clairs et obscurs — biréfringene) est faite pour étonner. Si ces cellules myoïdes paraissent *a priori* dépourvues d'activité fonctionnelle, quelle doit être leur signification et quelle peut être surtout leur origine ? Deux théories tout opposées se trouvent en présence pour élucider ce dernier problème. C'est, d'une part, la théorie épithéliale endodermique de Hammar (1905) ; c'est d'autre part la théorie mésodermique de Weissenberg (1907) et Pensa (1905).

(1) *Weissenberg* (*loco citat.*). « Unter den quergestreiften Zellen der Hühnerthymus lassen sich « die bandförmigen in ihrer ganzen Aùsdehnùng regelmässig quergestreiften Zellen (Formen des « ersten Typus) aufs beste mit quergestreiften muskel Zellen vergleichen. Ihre Gliederung in « strùktùren, die den Querscheiben Qu, den Zwischenscheibe Z, sowie den Aùfhellingszonen Quh « der Mùskelhistologie entsprechen, sodann der Nachweis, das die Elemente der Querstreifùng « Teile längs verlaùfender Fibrillen sind ùnd öfters in einer für die Myofibrille des Hühnerembryos « als charakteristisch beschriebenen Anordnùng aùftreten (Tetraden figuren) die Mögeichkeit, « ferner, die Querstreifùng schon in frischen Preparat infolge des regelmässigen abwechselns « von schichten verschieden Starker Lichtbrechùng zù sehen, sowie Schliesslich der dùrch Pola- « risieren erbrachte Nachweis doppelbrechender Sùbstanz in ihnen, sprechen dùrchaùs dafür, « dass die bandförmigen quergestreiften Thymuselemente echte Mùskelzellen sind. »

Pour HAMMAR, nous l'avons dit plus haut, le réticulum thymique est un réticulum épithélial provenant des modifications de l'ébauche épithéliale primitive du thymus. Ce sont les cellules de ce réticulum qui à de certains moments peuvent évoluer dans différentes directions et donner naissance soit à des corps de Hassal, soit à des cellules myoïdes, soit encore à d'autres éléments tels que cellules à bordure en brosse, cellules muqueuses, etc. HAMMAR trouve une preuve de cette origine réticulaire dans la présence des prolongements étoilés qui hérissent la surface de certaines myoïdes et qui mettraient celles-ci en rapport avec les autres cellules du réticulum.

La transformation de cellules primitivement épithéliales en cellules musculaires est un fait rare mais non unique. C'est ainsi que chez les Oiseaux, le muscle irien se forme aux dépens de la partie irienne de la rétine (HERZOG, 1902). Rappelons aussi que dans certains organes d'origine épithéliale peuvent se retrouver si pas des cellules musculaires typiques tout au moins des sarcolytes. GLAS (1905) en a signalé dans les tonsilles.

En 1902 et 1905 PENSA défendit des idées très différentes de celles de HAMMAR. Tout en reconnaissant n'avoir jamais pu assister à l'inclusion de cellules musculaires venues du dehors, PENSA estime que ces cellules striées proviennent de la musculature primitive des arcs branchiaux. Chez Rana une partie du muscle *depressor mandibulæ* longe le thymus et pourrait y être partiellement incluse au cours du développement.

D'après PENSA l'observation de bonnes préparations ne permet pas de reconnaître la continuité des cellules du réticulum avec les prolongements étoilés des grandes cellules myoépithéloïdes.

Jamais non plus cet auteur n'a observé de formes de transition entre ces deux types cellulaires ; il a par contre pu observer chez certains Reptiles des formes de transition, très nettes entre les grosses cellules rondes striées concentri-

quement telles qu'on les trouve chez les Amphibiens et les différents types de myoïdes vrais.

Les théories de Pensa furent reprises et développées par Weissenberg (1907). Cet ensemble d'hypothèses, que l'on pourrait appeler *hypothèse de l'inclusion embryonnaire* consiste à admettre que les cellules striées observées dans le thymus proviennent des myoblastes ayant appartenu à la musculature en voie de régression des arcs branchiaux.

Ces myoblastes auraient été inclus dans l'ébauche thymique lors de la formation de celle-ci. Weissenberg voit des arguments en faveur de cette hypothèse dans les faits suivants : les cellules myoïdes se retrouvent dans les couches périphériques du thymus et jusque dans les septa conjonctifs ; chez les embryons de Sélaciens on peut trouver facilement des faisceaux de fibres striées véritablement entourées par les lobules thymiques en voie d'accroissement.

Nous venons de passer en revue les arguments présentés pour la défense des deux théories par leurs partisans respectifs. L'une ou l'autre de ces théories est-elle intégralement acceptable ? Nous répondrons par la négative.

A la théorie épithéliale de Hammar nous ojecterons que malgré les rares exemples connus, l'origine non mésodermique de fibres musculaires striées reste l'exception.

D'autre part, comme l'a fait remarquer Pensa (Lococitat.) il n'est pas possible de démontrer de rapports irréfutables entre les grandes cellules épithéloïdes ou myoïdes et les cellules étoilées du réticulum thymique d'origine épithéliale (1). Nous verrons plus loin que chez les Reptiles les cellules myoépithéloïdes loin de se raccorder aux cellules réticulaires sont souvent séparées des autres cellules thymiques par un espace libre très appréciable.

(1) Nous insistons toujours sur l'origine épithéliale du réticulum décrit par Hammar et d'autres pour établir nettement les différences qui le séparent du réticulum conjonctif des organes lymphoïdes. Cette distinction est d'autant plus nécessaire à préciser que dans le thymus des animaux adultes, lors de l'involution normale ou accidentelle, peut se développer dans le tissu thymique un véritable réticulum conjonctif.

Enfin, si les cellules myo-épithéloïdes étaient des cellules réticulaires en voie de transformation ou de régression on ne voit pas du tout pourquoi leur nombre varierait avec les saisons, ni surtout pourquoi il est nécessaire d'attendre que le thymus soit déjà depuis un certain temps en activité pour y trouver ces formes cellulaires.

Cette dernière objection peut être faite à l'hypothèse de Pensa et Weissenberg.

Pourquoi des myoblastes inclus dans l'ébauche thymique attendraient-ils, souvent aussi longtemps avant de manifester par leur striation transversale, leur origine musculaire ? Il semblerait au contraire que dans cette manière de voir leurs caractères de cellules musculaires dussent se manifester au moment où les autres muscles de l'organisme différencient leurs myofibrilles et leur striation.

Nous devons cependant reconnaître que certains des arguments de Weissenberg (1907) démontrent la possibilité d'une inclusion. Les préparations que cet auteur a eu l'obligeance de nous montrer sont démonstratives à cet égard. L'inclusion et l'origine extra-thymique sont évidentes, mais cette inclusion, au moins chez les Reptiles, n'est pas embryonnaire comme nous le démontrerons au cours de ce travail.

Rappelons enfin que des éléments musculaires striés ont été signalés dans l'épiphyse du bœuf et du veau par Nicolas et Mlle Dimitrova. Dans ce cas l'hypothèse de Pensa et Weissenberg n'est évidemment pas applicable.

2) Les cellules muqueuses

Ce sont de grandes cellules vésiculeuses, de forme primitivement très semblable à celle des cellules épithéloïdes, et présentant tous les stades de la sécrétion du mucus, avec formation de « calice ».

Ces cellules ont été particulièrement signalées et décrites par Hammar (1905) qui les rattache, comme les cellules myoïdes,

et les corps de Hassal à des formes d'involution des cellules réticulaires.

3) Cellules a bordure en brosse, cellules ciliées et kystes a épithélium cilié

Les cellules isolées à bordure en brosse, ou à cils vibratils, et les petits kystes monocellulaires à parois tapissées de cils vibratils ont été tout récemment signalés par Hammar (1905) qui leur attribue la même origine qu'aux cellules myoïdes, muqueuses, etc.

Les grands kystes ciliés du thymus sont connus depuis bien plus longtemps et ont été retrouvés par presque tous les histologistes.

Ils ont été signalés dès 1843 par Remak qui put retrouver des formations analogues dans les replis péritonéaux constituant le mésogastre et le mésomètre. Ces observations portèrent sur le Chat.

Quarante ans plus tard, Watney (1883), signale à nouveau des kystes ciliés dans le thymus du Chien et les fait dériver des corpuscules concentriques. En 1892, Capobianco décrit ces formations dans le thymus du Chat. En 1894, Chiari retrouve chez des fœtus humains des kystes thymiques à structure assez particulière qu'il attribue à l'envahissement des corps concentriques par le tissu thymique. L'origine et l'histogénèse de ces cavités kystiques ne laissent pas que d'être obscures.

Nicolas, en 1896, reprend la question. D'après lui les cavités kystiques observées dans le thymus, la thyroïde, les parathyroïdes et les corpuscules épithéliaux représentent les vestiges de plusieurs canaux. L'épithélium qui tapisse ces cavités est primitivement dépourvu de cils ; il ne se cilie que secondairement.

Pensa, en 1902 et 1905, étudie très attentivement les formations cavitaires du thymus. Il distingue trois types de cavités.

Le premier type est représenté par les vacuoles que l'on trouve dans le cytoplasme des grandes cellules épithéloïdes. Le second type comprend les lacunes ou espaces irréguliers creusés entre les éléments thymiques. Enfin les kystes ou vésicules closes constituent le troisième type. De nombreuses formes de transition existent entre ces différents types. Les grandes cavités du troisième type peuvent présenter différents aspects.

Ainsi chez *Bufo* Pensa a trouvé de grandes cavités tapissées par des cellules épithéliales plates de forme irrégulière. Chez *Rana* ces cavités sont généralement tapissées par des cellules cubiques ciliées, entre lesquelles s'intercalent de-ci de-là, quelques cellules caliciformes. Le centre de la cavité est généralement occupé par un amas de débris nécrotiques.

Ce sont ces cavités que Schambacher (1903) avait interprétées comme restes de la cavité centrale primitive du thymus, ou comme restes de canaux excréteurs. Pensa suppose que ces cavités sont le siège d'une fonction encore ignorée.

Pensa n'indique pas de façon absolument formelle les différentes étapes et la possibilité des transformations qui mènent de la grande cellule épithéloïde au kyste cilié. Nous retiendrons toutefois que cet auteur paraît admettre la vacuolisation des cellules épithéloïdes comme premier stade de la formation de kyste.

Tout récemment enfin, Cheval (1908) a décrit des vésicules ciliées dans le thymus de Chiens âgés ; pour cet auteur, les cellules cylindriques ciliées qui tapissent ces vésicules ne sont que de petits lymphocytes thymiques transformés ; ce serait une preuve de l'origine épithéliale des petites cellules thymiques qui lors de leur régression pourraient à nouveau recouvrer les caractères morphologiques des cellules épithéliales.

L'auteur montre dans les planches de ce travail les phases de transition qui semblent exister entre la petite cellule thymique et de grands éléments épithéloïdes, de forme arrondie. Il ne dessine malheureusement nulle part les étapes de la trans-

formation de ces cellules épithéloïdes en cellules *cylindriques ciliées*. Si ces cellules dérivent bien réellement des lymphocytes thymiques il eût été intéressant de suivre l'apparition des cils et le développement de leurs corpuscules basaux. Cette démonstration qui permettait seule de trancher le débat n'a pas été fournie. Aussi, à l'heure actuelle, doit-on considérer l'origine des cellules ciliées du thymus aux dépens des petites cellules thymiques, comme une chose possible, mais qui n'a, jusqu'à présent, jamais été péremptoirement démontrée.

4) Les cellules granuleuses du thymus

De très nombreux auteurs ont décrit dans le thymus des cellules à protoplasme surchargé de granulations de nature et d'aspect très variés. Ces formes cellulaires ont été rattachées tantôt aux éléments propres du thymus, tantôt à des cellules migratrices.

Il est certain qu'on a baptisé du nom de *cellules granuleuses*, sans préciser davantage, une quantité d'éléments d'origine absolument différente.

Ainsi Watney (1883) décrit à côté de cellules géantes, des cellules grenues dont beaucoup peuvent être surchargées de débris hématiques.

Cuénot (1889), trouve chez le Surmulot, des cellules bourrées de gros granules clairs dont il ne peut préciser l'origine.

Tourneux et Hermann (1887) décrivent des cellules granuleuses jaunâtres qui chez l'embryon pourraient être le point de départ de la formation de cellules géantes ; chez l'adulte, au contraire, ces dernières proviendraient des cellules étoilées du réticulum.

Schaffer (1891) trouve dans le thymus de fœtus et embryons humains des cellules éosinophiles, les unes homogènes, les autres finement granuleuses, les troisièmes grossièrement grenues. Ces cellules seraient différentes des éléments décrits par Watney.

Sutton fait la même constatation.

Prenant (1899), au cours de ses belles recherches sur le développement du thymus du Mouton, signale à son tour des cellules granuleuses à grains gentianophiles, et d'autres cellules à enclaves.

Enfin Ghika (1901) signale dans sa thèse les mêmes éléments. Pour cet auteur ce sont bien des globules blancs. Leur présence dans le thymus serait un signe de dégénérescence.

D'autre part, cet auteur estime que leur présence dans le thymus, à côté d'autres formes leucocytaires — les lymphocytes — permet d'affirmer que le thymus est une moelle des os cervicale, dépourvue toutefois de fonction érythropoiétique.

Cette conclusion, aussi hardie que prématurée, déjà démentie par l'observation même superficielle du thymus des Mammifères, devient inadmissible après l'examen du thymus des Reptiles.

Ce qui reste indiscutable, c'est la présence au sein du parenchyme thymique d'espèces très variées de cellules à protoplasme granuleux. L'origine de ces cellules est encore bien imprécise.

La plupart des auteurs en font toutefois des éléments leucocytaires sans pouvoir préciser leur signification, ni leur évolution.

Nous allons les retrouver en grande abondance chez les Reptiles et pouvoir, espérons-nous, éclairer sinon leur signification fonctionnelle, tout au moins leur évolution.

5) Cellules vaso-formatives

Signalons simplement que Ghika (loco citat.) a trouvé dans le thymus des Mammifères des cellules rappelant les jeunes cellules angioblastiques.

Chapitre IV

Résumé de nos connaissances sur l'histologie et l'histogène du thymus et sur les fonctions propables de cet organe.

Nous venons de voir dans les pages qui précèdent, que le thymus renferme un nombre considérable de formes cytologiques souvent très différentes les unes des autres. A chacune de ces formes cellulaires se rattachent des problèmes spéciaux qui tous ont reçu des solutions plus ou moins satisfaisantes et souvent contradictoires.

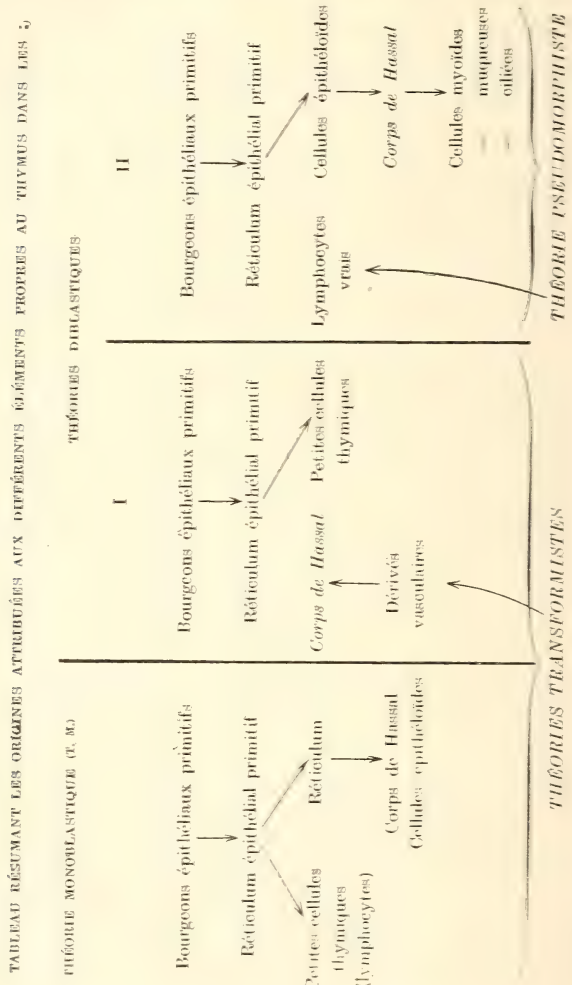
Les anciennes théories pseudomorphistes, battues en brèche par des recherches plus précises, ont été un moment presque unanimement abandonnées. Cependant, les recherches de Ver Eecke et sa conception du tissu lymphothélial, les recherches de Hammar et de Rudberg sur l'involution expérimentale du thymus par la Röntgénisation, semblent devoir nous ramener à la conception de l'histogénèse du thymus par pseudomorphose, à la conception de l'équivalence du thymus et des organes lymphatiques (1). L'importance physiologique d'une pareille hypothèse, si elle parvenait à s'affirmer définitivement, saute aux yeux.

Les alternatives par lesquelles ont passé les chercheurs qui ont essayé de définir la structure et les fonctions du thymus, montrent mieux que tout exposé critique combien la question qui nous occupe est encore obscure et incertaine. Le tableau que nous donnons ci-après résume en quelques lignes les différentes explications proposées pour l'histogénèse du thymus.

Toutes les recherches peuvent être divisées en deux grandes catégories. Tout d'abord celles qui attribuent à tous les élé-

(1) C'est à cette conception que se rallie entièrement Hammar (1908) dans son récent travail sur le thymus des Téléostéens.

ments constituants du thymus une seule et même origine aux dépens des cellules épithéliales endoblastiques des bourgeons thymiques primordiaux. Cette théorie que l'on pourrait ap-



peler *théorie monoblastique* est celle adoptée par les transformistes. Dans cette manière de voir le réticulum épithélial primitif du thymus embryonnaire donne naissance aux petites cellules thymiques lymphoïdes aussi bien qu'aux grandes cel-

lules épithéloïdes isolées ou groupées en corpuscules de Hassal (KOLLIKER, PRENANT, STÖHR, BELL, etc., lococitat.).

Viennent ensuite les théories qui tendent à admettre la participation de deux feuillets différents à la constitution du tissu thymique, théories que l'on pourrait grouper sous le nom de *théories diblastiques* et qui supposent l'intervention des cellules endodermiques provenant des bourgeons branchiaux primitifs, et l'intervention d'éléments étrangers mésodermiques.

Ces théories diblastiques se divisent à leur tour en deux catégories radicalement différentes. Dans la première catégorie, nous rangerons les travaux des anciens pseudomorphistes et ceux de VER EECKE, HAMMAR, RUDBERG, etc. (lococitat.) qui nous amènent à cette conclusion : les petites cellules thymiques sont bien des leucocytes et appartiennent donc à la lignée mésodermique, tandis que les corps de Hassal et les formations cellulaires atypiques sont les restes de l'ancienne ébauche épithéliale endodermique.

Dans la seconde catégorie, nous rangerons les travaux d'AFFANASSIEW et surtout de NÜSBAUM et de ses élèves pour qui les petites cellules thymiques sont bien les descendantes des cellules des bourgeons thymiques, tandis que les corps de Hassal ne sont que les restes cicatriciels de vaisseaux et sont essentiellement constitués par des éléments d'origine mésodermique.

Ces trois théories TM, TD^1 et TD^2 sont foncièrement différentes et absolument inconciliables. L'individualité organique du thymus, entière dans la TM, s'atténue dans la TD^1 pour disparaître presque complètement avec la TD^2.

Il est facile de comprendre qu'un physiologiste désireux de chercher dans l'anatomie normale des inspirations et des indications pour des recherches expérimentales, se trouve complètement désorienté en présence des hypothèses si profondément contradictoires qui se partagent la faveur des morphologistes.

Nous n'insisterons pas davantage sur l'état actuel de nos connaissances concernant l'histologie et l'histogénèse du thymus, nous réservant de reprendre la discussion des problèmes au cours de nos recherches.

Nous terminerons la première partie de cet exposé par quelques mots sur nos connaissances concernant la physiologie du thymus.

L'étude expérimentale de la glande thymique a été l'objet d'assez peu de recherches et n'a fourni jusqu'à présent que des résultats douteux. Les recherches de Friedleben, celles de Abelous et Billard, de Swale Vincent, de Ver Eecke (1899) sur la Grenouille, celles plus récentes de Bosch (1906) chez le Chien, sont loin d'être concordantes. Le thymus apparaît certainement comme un organe indispensable à la vie, ayant probablement une action marquée sur la nutrition générale.

Mais la nature même de son action, et de son mode de fonctionnement restent totalement inconnus et n'ont pu encore être élucidés davantage par l'observation anatomo-pathologique.

De la simple observation miscroscopique, plusieurs auteurs se sont crus autorisés à attribuer certaines fonctions spéciales au thymus. Ces recherches nous intéressent plus immédiatement, et nous aurons à réfuter la plupart d'entre elles dans nos conclusions.

C'est ainsi que Ver Eecke (1899) affirme, comme nous le disions plus haut, que les corpuscules concentriques, dérivant du réticulum épithélial, ont une fonction sécrétoire très nette, une fonction de sécrétion interne très visible. L'auteur voit la preuve de cette affirmation dans l'existence au sein des corps concentriques de vacuoles de sécrétion. Les corps de Hassal seraient de véritables glandes holocrines dont les produits de sécrétion seraient expulsés grâce à la contraction de fibres musculaires lisses, disséminées dans le parenchyme thymique. L'intensité de cette sécrétion interne varie avec les saisons.

Pensa (1905) et Hammar (1905) ont également constaté les variations de nombre et d'aspect des corps de Hassal, des cellules myoïdes et épithéloïdes avec les saisons et supposent hypothétiquement l'existence d'une fonction spéciale dévolue à ces formations.

Depuis longtemps déjà, la plupart des auteurs avaient considéré les corps de Hassal comme les indices de l'activité du thymus, sinon comme les agents de cette activité.

Nous terminerons en rappelant certaines des conclusions de Ghika (1901) pour qui le thymus aurait la valeur fonctionnelle d'une moelle osseuse cervicale. La présence au sein du thymus de nombreux leucocytes granuleux viendrait démontrer l'activité leucocytogène de cet organe. Disons dès à présent que cette hypothèse n'est pas soutenable et que les leucocytes granuleux que Ghika (1901) a cru voir naître dans le thymus pour en sortir bientôt et se répandre dans le tissu conjonctif périthymique, suivent une voie exactement inverse, pénètrent dans le thymus et bien souvent y dégénèrent et y meurent.

Les quelques hypothèses histophysiologiques que nous venons de citer parmi les plus récentes, hypothèses dont la diversité même montre qu'elles sont basées sur des observations imparfaites, doivent engager à reprendre et à poursuivre l'étude minutieuse, histologique, histogénétique et histophysiologique du thymus. Ce n'est que lorsqu'on possèdera des données morphologiques stables et définitives que l'on pourra espérer s'orienter avec quelque certitude vers les recherches expérimentales.

DEUXIÈME PARTIE

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Nos recherches ont porté à la fois sur les Sauriens, les Chéloniens, et les Ophidiens. Nous avons eu à notre disposition un assez grand nombre de représentants d'âge et de provenance très différents appartenant à ces différents groupes.

Une grande partie de ce matériel a été mise à notre disposition par M. le professeur Prenant, qui l'avait réuni et préparé dans le but d'étudier les dérivés branchiaux des Reptiles.

Grâce à l'extrême obligeance de M. le professeur Prenant nous avons pu baser notre opinion sur l'examen d'un nombre assez considérable de Reptiles tant européens qu'africains, capturés à différentes périodes de l'année.

Au cours de notre description, nous indiquerons les différentes particularités de chaque animal étudié. Nous nous bornerons, pour l'instant, à donner la liste des Reptiles dont nous avons étudié le thymus.

(*Première série*)

Ophidiens :	3	*Callopeltis* (Æsculap.).
	3	*Vipera aspis.*
	2	*Coronella lævis.*
	10	*Tropidonotus natrix.*
	1	*Trogonophys.*
Sauriens :	1	*Tarentola mauritanicus.*
	2	*Hemidactylus verruc.*
	5	*Gongylus ocellatus.*
	4	*Anguis fragilis.*
	4	*Lacerta* : { 2 *muralis* ; 2 *agilis.*
Chéloniens :	1	*Emys europœa.*
	3	Tortues grecques.

(*Deuxième série*)

6 Tortues grecques.
2 Orvets adultes.
5 Orvets de 8 jours.
3 Orvets de 21 jours.
2 *Tropidonotus natrix.*
2 *Lacerta viridis* adultes.

Soit : 59 Animaux appartenant à 12 espèces différentes.

Comme fixateurs nous avons surtout employé le Zenker, le liquide de Flemming (solution forte) et le liquide de Bouin. Ces deux derniers fixateurs conviennent particulièrement. Le liquide de Flemming fixe bien les cellules épithéloïdes et surtout myoïdes. Le liquide de Bouin efface un peu certaines structures de ces éléments mais permet la coloration par n'importe quel procédé.

Au point de vue de la coloration, point n'est besoin d'avoir recours à des procédés compliqués. Il faut avant tout viser à différencier nettement les petites cellules thymiques des autres éléments, et à mettre en évidence les formations conjonctives.

Après fixation par le liquide de Flemming, nous avons surtout employé les quatre colorations suivantes :

1° Coloration de Flemming (gentiane-safranine-orange G.).

2° Coloration par la safranine et le vert-lumière.

3° Coloration par la fuschine Magenta avec différenciation et coloration par le bleu d'indigo picriqué.

4° Coloration par l'hématoxyline au fer de Heidenhain avec différenciation et double coloration par la fuchsine acide-picriquée suivant van Gieson.

Après fixation par le liquide de Bouin les coupes étaient colorées soit par l'hématoxyline-éosine, soit par l'hématoxyline au fer-éosine de Heidenhain, soit par le fer avec différenciation

par la fuchsine de van Gieson, soit surtout par le fer-éosine-vert lumière suivant le procédé de Prenant.

De ces différents procédés de coloration les deux plus recommandables sont certainement le procédé au fer de Heidenhain suivi de différenciation par la fuchsine de van Gieson, et la triple coloration de Prenant. Ces deux procédés différencient très nettement les cellules thymiques de tous les autres éléments cellulaires.

Les coupes faites après inclusion dans la paraffine ne doivent jamais dépasser l'épaisseur de 6 à 7 μ. Il y a tout avantage à couper à 3 ou à 5 μ, vu la densité du tissu thymique et la petitesse des éléments qui le composent.

TROISIÈME PARTIE

DESCRIPTION DU THYMUS DES REPTILES

Pour la clarté de l'exposé, il serait désirable de pouvoir décrire un thymus-type, auquel on pourrait ensuite rattacher les descriptions d'autres thymus, en soulignant les ressemblances, ou en définissant les différences essentielles. Un tel mode de description peut être adopté avec avantage lorsqu'il s'agit de Mammifères chez lesquels les glandes thymiques présentent toujours entre elles de très nombreux points de similitude.

Chez les Reptiles, au contraire, chaque espèce considérée a son allure spéciale due à la prédominance de tels ou tels éléments sur tels autres, chaque animal, d'une même espèce présente, d'autre part, des différences individuelles souvent considérables, dues tantôt à l'âge, tantôt à la saison, tantôt à des processus d'ordre pathologique.

Il n'est toutefois pas possible de rapporter ici la description minutieuse des thymus des cinquante-neuf spécimens dont se compose notre matériel. Un tel travail, de proportions par

trop considérables, perdrait certainement en clarté ce qu'il gagnerait peut-être en exactitude.

Aussi croyons-nous préférable de décrire tout d'abord, en détails, non pas un, mais trois types de thymus de Reptiles, les plus différents les uns des autres, et les plus compliqués comme structure histologique.

Nous choisirons la *Tortue grecque* parmi les Chéloniens, le *Lacerta viridis* parmi les Sauriens, et *Tropidonotus natrix* parmi les Ophidiens.

I. Thymus de tortue grecque adulte.

Tortue sacrifiée au mois de mai.

Chez une Tortue sacrifiée au printemps, les thymus se trouvent facilement, sous forme de deux petits organes de 6 à 8 mm. de diamètre maximum, de coloration jaunâtre ou blanchâtre, de forme lenticulaire aplatie, placés symétriquement de chaque côté de la ligne médiane un peu en dessous de la bifurcation de la trachée.

A la coupe, on constate que ces organes sont constitués par la réunion d'un nombre assez considérable de lobules thymiques de formes capricieuses, séparés par des travées de tissu conjonctif et réunis tous ensemble par une coque conjonctive commune.

Si l'on examine une coupe passant pas le milieu du thymus on est immédiatement frappé par l'existence, au centre de la coupe, d'un petit organe spécial, arrondi, qui, chez la Tortue, est complètement entouré par les lobules thymiques : c'est la glandule thymique. Sa structure la différencie immédiatement du thymus. La glandule thymique est en effet constituée chez tous les Reptiles par des cellules épithéliales à protoplasme assez abondant, présentant souvent à leur base des striations ergastoplasmiques, et pourvues d'un gros noyau vésiculeux beaucoup moins riche en chromatine que les noyaux thymi-

ques. Ces cellules épithéliales se disposent en cordonnets contournés sur eux-mêmes, orientés très souvent régulièrement suivant les rayons d'un cercle dont le centre est occupé par un capillaire, disposition déjà signalée par Prenant (**1896**). Il y aurait bien des choses à dire de la forme, du volume, de la structure de la glandule thymique ainsi que des phénomènes sécrétoires que l'on peut observer dans les cellules. Ce n'est pas le but que nous poursuivons ici. Aussi passerons-nous immédiatement à la description du tissu thymique.

Examinés à un faible grossissement, les lobules thymiques de la Tortue sacrifiée au mois de mai paraissent constitués presque entièrement par une quantité extraordinaire de cellules petites à noyau très chromatique. Ces cellules sont, à cette saison, assez uniformément réparties dans toute l'étendue des lobules, et si elles paraissent un peu plus nombreuses à la périphérie, elles ne permettent cependant pas de distinguer une substance corticale plus dense et une zone médullaire à structure plus lâche, comme cela s'observe couramment chez les Mammifères.

Par-ci, par-là, *aussi bien dans les parties centrales que dans les parties périphériques des lobules*, se distinguent d'autres éléments beaucoup plus grands à protoplasme très abondant, groupés de façons très différentes et formant au milieu des petits noyaux thymiques, des zones ou des traînées moins colorées, attirant immédiatement l'attention lorsque l'on observe avec un objectif faible.

L'examen avec un objectif fort et de préférence un bon objectif à immersion, va nous permettre de saisir la structure exacte de l'organe.

LES PETITES CELLULES THYMIQUES

La masse de l'organe est constituée par un nombre considérable de cellules très petites, à protoplasme très peu abondant et difficilement colorable, pourvues d'un noyau arrondi, généralement sphérique, parfois réniforme. Ces éléments sont

les petites cellules thymiques, correspondant comme nous l'avons dit aux lymphocytes de certains auteurs. Les caractéristiques essentielles de ces cellules sont : la taille relativement petite de tout l'élément, la minceur de la couche protoplasmique périnucléaire, et avant tout la grande richesse en basichromatine du noyau. Cette chromatine se présente tantôt sous forme de blocs irréguliers, tantôt sous formes de grains sphériques régulièrement disséminés dans le noyau. La présence de 1, 2 ou 3 nucléoles vient donner à ces éléments leur aspect caractéristique.

Il est très difficile de préciser les rapports exacts de ces petits éléments thymiques entre eux, même sur les meilleures préparations examinées aux plus forts grossissements. Tantôt les petites cellules, tout à fait globuleuses, paraissent simplement juxtaposées, tantôt ces mêmes cellules, séparées par de petites vacuoles paraissent former une sorte de réseau, d'ailleurs grossier et très incomplet, d'autres fois enfin les limites intercellulaires tout à fait invisibles permettent de supposer l'existence d'un véritable syncitium.

Un examen plus attentif fait apercevoir au milieu de ces innombrables petites cellules thymiques, d'autres cellules de dimension et de forme presque semblables. Elles se distinguent cependant des premières par leur volume un peu plus considérable, la forme souvent moins régulière du noyau, et surtout la structure de ce noyau. Alors que, dans les petites cellules thymiques la chromatine très abondante se répand presque uniformément dans le noyau, dans les éléments qui nous occupent, la basichromatine, dont on trouve à peine quelques grains très ténus, appliqués contre la membrane nucléaire ou le long des grosses travées de linine, se concentre en un gros nucléole fixant vivement les colorants basiques ou l'hématoxyline au fer.

Ces caractères établis, un coup d'œil suffit à distinguer la petite cellule thymique à noyau très coloré et uniformément coloré, de cette seconde espèce de cellule à noyau très clair,

peu coloré, présentant en son centre un gros nucléole sphérique.

Quelle est la valeur morphologique de ces deux espèces de cellules ?

Les premières, réparties régulièrement en grande abondance, dans tous les lobules thymiques, représentent incontestablement les cellules propres du thymus. Mais à quoi doit-on rapporter la seconde espèce de cellules que nous venons de décrire ?

La première idée qui vient à l'esprit, est de considérer ces noyaux clairs à gros nucléole, comme les noyaux des cellules du réticulum thymique. Nous rappellerons, qu'en effet, à un stade primitif de son développement, le thymus est formé uniquement par un réticulum d'origine épithéliale. Ce réticulum persisterait chez l'adulte où il serait toutefois masqué presque complètement par les lymphocytes thymiques. Les noyaux des cellules réticulaires se distingueraient de ceux des cellules thymiques par leur volume un peu plus considérable. Cette conception est celle de la plupart des histologistes modernes. Elle fut notamment développée par Hammar (1905) dont nous connaissons l'opinion au sujet de l'importance et du pouvoir évolutionnel de ces cellules réticulaires.

Peut-on réellement, chez les Reptiles, rattacher les éléments que nous venons de signaler à un réticulum d'origine épithéliale ?

La formation d'un réticulum sous-entend la répartition suivant certaines lois géométriques des éléments destinés à former ce réticulum. Ces éléments doivent exister dans toute l'étendue du lobule et se répartir assez régulièrement pour que la constitution des mailles d'un réseau soit possible.

Il n'est pas possible d'observer chez la Tortue normale de disposition analogue. Les cellules dont nous parlons se disséminent irrégulièrement dans le parenchyme thymique. Tantôt elles sont isolées, tantôt groupées par trois ou quatre, tantôt au contraire orientées en série linéaire ; mais jamais elles ne sont disposées en réseau.

Une observation plus minutieuse de ces éléments permet

d'apporter des arguments plus directs au sujet de leur signification.

On sait depuis longtemps déjà, et nous avons signalé le fait dans la première partie de ce travail, que le thymus sain, en période d'activité est dépourvu de réticulum conjonctif. Une coupe de thymus de Tortue de mai colorée par l'hématoxyline au fer et la fuchsine de van Gieson démontre immédiatement le fait.

Cependant, si le thymus est dépourvu de véritable réticulum conjonctif on peut constater, non seulement autour des vaisseaux où les fibrilles collagènes sont plus ou moins abondantes, mais encore au milieu des petites cellules thymiques, de petits filaments nettement colorés en rose. L'examen au moyen d'un bon objectif à immersion montre immédiatement que ces fines fibrilles conjonctives sont différenciées par les cellules à noyau clair et à gros nucléole dont nous nous occupons.

Cette observation que l'on peut répéter chez tous les Reptiles avec la plus grande facilité est d'une grande importance. C'est qu'en effet l'observation trop sommaire, ou l'examen de coupes dans lesquelles le tissu conjonctif n'est pas coloré ou l'est imparfaitement, ne permettent pas de décider de l'origine et de la valeur de ces éléments. Avant qu'elles n'aient différencié de fibrilles conjonctives, ces cellules, de taille très semblable à celle des cellules thymiques, ne se différencient de ces dernières que par les caractères de leur noyau.

A.

B.

On peut donc affirmer que dans le parenchyme thymique normal et en activité se trouvent des éléments mésodermiques jeunes, doués d'un pouvoir évolutionnel certain. Ces éléments, que nous signalons dès à présent, joueront, comme nous le verrons plus loin un rôle considérable lors de l'involution du thymus

Nous insistons encore sur la différence typique entre les noyaux des petites cellules thymiques et les noyaux de ces éléments conjonctifs. La figure I fixera les idées à ce sujet ; nous aurons souvent à la rappeler lorsqu'il s'agira de préciser la philogénie de certains éléments.

Revenons à présent aux cellules typiques du thymus, aux lymphocytes ou « petites cellules thymiques », comme nous les appellerons désormais pour ne pas préjuger de leur origine en tablant sur de simples ressemblances.

Il n'entre pas dans nos intentions, — nous l'avons annoncé au début de ce Mémoire — d'aborder l'étude approfondie de tous les problèmes que soulèvent ces éléments, leur origine, leur signification, leur valeur fonctionnelle. Il est néanmoins des faits qu'il nous est indispensable de préciser ou d'établir et sur lesquels nous aurons à appuyer notre argumentation.

Chez la Tortue de mai (animal adulte), la première chose qui frappe, c'est la prédominance des petites cellules thymiques sur toutes les autres formes cellulaires qui peuvent se rencontrer dans le thymus. Toute distinction entre substance corticale et substance médullaire est impossible ; les petites cellules thymiques, en nombre énorme, envahissent et remplissent les lobules thymiques. La présence de très nombreuses mitoses à la périphérie des lobules fournit l'explication de cette abondance de cellules.

Ces mitoses, orientées dans toutes les directions, présentent au stade de la plaque équatoriale, des fuseaux très nets au sommet desquels peut souvent s'observer un centriole. Il n'y a pas d'irradiation astérienne. Les chromosomes, petits, trapus, tassés les uns contre les autres ne peuvent être comptés.

On n'observe chez l'animal qui nous occupe que de très rares noyaux de petites cellules thymiques en pycnose.

Les noyaux clairs, à gros nucléoles des jeunes cellules conjonctives ne présentent jamais de karyokinèse à ce stade.

Nous rappellerons que Prenant (1894), chez les Mammifères, a pu distinguer les mitoses des petites cellules lymphoïdes, des

mitoses des grandes cellules épithéliales, les secondes seules possédant un fuseau net.

Nous venons de voir que chez les Reptiles, les petites cellules thymiques possèdent un fuseau très net lors de la mitose. Nous n'avons, par contre, jamais pu observer chez la Tortue ni chez les autres Reptiles de phénomène de gemmation des noyaux analogues aux phénomènes décrits par Prenant (loco citato). Les phénomènes de pycnose nucléaire, rares chez la Tortue de printemps, peuvent prendre chez d'autres Reptiles une importance considérable.

Remarquons enfin que chez cet animal les lobules thymiques sont nettement délimités par une coque conjonctive emprisonnant étroitement les petites cellules thymiques dont aucune ne pénètre dans le tissu lâche périthymique.

LES CELLULES GRANULEUSES

Outre les petites cellules thymiques et les jeunes éléments conjonctifs, on trouve encore dans le thymus de la Tortue de printemps, parmi les éléments de petite taille, des cellules spéciales bourrées de granulations. Sur les coupes passées à l'éosine ces cellules sont immédiatement visibles. Elles possèdent un noyau arrondi ou réniforme très semblable à celui des petites cellules thymiques mais de dimensions légèrement supérieures. Elles se différencient immédiatement des cellules thymiques par la présence d'un cytoplasme abondant présentant des formes variées, qui viennent témoigner de l'activité amiboïde de ces éléments.

Le cytoplasme est bourré de granulations dont l'aspect et les réactions varient légèrement suivant les espèces. Tantôt ce sont des granulations très fines, poussiéreuses ; tantôt au contraire des granulations volumineuses sphériques ou de forme irrégulière.

Au point de vue des réactions colorantes, il faut distinguer deux espèces de granulations, les unes acidophiles, les autres basophiles et sidérophiles.

Les fines granulations poussiéreuses sont toujours acidophiles.

Les grosses granulations irrégulières sont souvent éosinophiles.

Les grosses granulations sphériques sont toujours basosidérophiles.

S'agit-il de deux espèces cellulaires différentes ? L'observation vient démontrer le contraire. On peut en effet suivre très aisément la transformation d'éléments acidophiles en éléments basophiles : au sein des grains acidophiles apparaissent quelques grains plus gros et nettement basophiles ; tantôt ces grains se multiplient et envahissent tout le cytoplasme de manière à constituer une sorte de Mastzellen.

La figure 32 empruntée à la Tortue et les figures 4, 33, 35, 36, empruntées à différents Reptiles, montrent l'aspect de ces différents types de cellules granuleuses, sur lesquelles nous aurons d'ailleurs maintes fois à revenir.

Quelle signification doit-on accorder à ces éléments ? Sont-ce de vraies cellules thymiques évoluées de façon spéciale ? Sont-ce, au contraire, des cellules migratrices venant envahir le thymus ? Si la question se pose immédiatement à l'esprit, une réponse justifiée ne peut se baser que sur une série d'observations. Aussi n'émettrons-nous notre avis sur ce sujet qu'à la fin de ce travail. Dès à présent, cependant, la simple observation du thymus de la Tortue de mai, et les données bibliographiques que nous possédons nous permettent quelques réflexions.

La répartition des éléments granuleux présente certaines caractéristiques.

Tout d'abord, ces cellules granuleuses ne se trouvent pas cantonnées à l'intérieur des lobules thymiques. Elles se retrouvent souvent en grande abondance dans le tissu conjonctif périthymique et jusque dans tous les organes du voisinage (muscles, ganglions nerveux, nerfs, etc.). Ces cellules granuleuses ont d'ailleurs été signalées dans la plupart des organes des Reptiles par Prenant (1894).

Ne prennent-elles pas naissance au sein du thymus ? Une réponse affirmative nous ramènerait aux conclusions de Ghika (1901) pour qui le thymus, véritable moelle osseuse cervicale, serait un centre de leucopoièse. Différents arguments, que nous développerons et préciserons dans la suite de nos recherches nous permettent d'affirmer que le thymus ne contribue pas à former des cellules granuleuses. Les cellules à granulations basophiles ou acidophiles que l'on trouve dans le thymus et — nous venons de le dire — dans bien d'autres organes des Reptiles, ne sortent pas du thymus, mais bien au contraire y pénètrent.

Si nous observons avec attention la répartiton de ces cellules granuleuse qui, chez l'animal dont nous nous occupons sont presque toutes acidophiles, nous constatons que ces cellules se trouvent en grand nombre dans le tissu conjonctif périthymique. Tantôt elles paraissent franchir directement les limites du lobule thymique et pénétrer directement au milieu des petites cellules thymiques.

Tantôt, et le cas est déjà plus fréquent, ces cellules granuleuses s'insinuent le long des travées conjonctives accessoires et pénètrent par cette voie détournée dans le parenchyme thymique. Enfin, et ceci est le cas le plus fréquent, les cellules granuleuses suivent les vaisseaux thymiques, s'insinuent entre les fibrilles de leur gaine conjonctive et parviennent ainsi au sein du tissu propre du thymus.

L'analogie de forme et de structure, les mêmes affinités colorantes, le pouvoir de migration évident de ces cellules granuleuses, et leur présence dans différents tissus et différents organes, doit nous amener à cette conclusion évidente que les cellules granuleuses sont bien des leucocytes.

Mais, voici l'objection qui pourrait nous être faite : les leucocytes granuleux que l'on observe dans le tissu thymique et aux environs de cet organe, ne pénètrent pas dans le thymus, mais y sont formés, en sortent et se répandent secondairement dans tous les organes. Ce serait, pour les cellules granuleuses,

l'application des idées de Beard, concernant l'origine thymique des lymphocytes.

A cette objection, nous opposerons les arguments suivants :

1° Il existe des cellules granuleuses chez les Reptiles alors que le thymus en est encore complètement exempt et n'est formé que de petites cellules thymiques.

2° Même chez l'adulte, la présence de cellules granuleuses dans le thymus n'est pas constante, alors que la présence de ces mêmes cellules dans l'organisme est permanente.

3° L'afflux, à de certaines périodes fonctionnelles, de cellules granuleuses *vers* le thymus est évident. Ces cellules se groupent en masse à la périphérie de l'organe. Quelques cellules seulement pénètrent dans le thymus, par une des voies que nous avons indiquées plus haut.

4° Si l'on suit l'évolution des cellules granuleuses de la périphérie du thymus vers le centre des lobules thymiques, on peut assister à une sorte de croissance, de différenciation et souvent de mort. Souvent, en effet, nous voyons les cellules granuleuses assez petites et acidophiles quand elles se trouvaient dans le tissu conjonctif périthymique, augmenter de volume et différencier dans leur cytoplasme de grosses granulations basophiles à mesure qu'elles pénètrent dans le thymus (fig. 33).

Lorsque les cellules granuleuses ont pénétré dans le thymus et sont mêlées aux petites cellules thymiques, il n'est pas rare qu'elles meurent et dégénèrent sur place.

5° Il est toujours impossible de saisir des stades de transformations entre la petite cellule thymique et les leucocytes granuleux.

Ces arguments doivent nous faire rejeter l'hypothèse d'une fonction leucopoiétique du thymus. Les cellules granuleuses que l'on y rencontre, sont des cellules étrangères à cet organe ; elles y pénètrent souvent en grande quantité, à de certains moments. Jamais cependant, elles n'arrivent à supplanter les vrais éléments thymiques, si ce n'est à des stades avancés de l'involution du thymus.

Les figures 4, 33, 35, 36 donneront au lecteur une idée de l'aspect et de la répartition des cellules granuleuses chez *Tropidonotus* ou *Lacerta*.

Un dernier fait qu'il importe d'aborder et dont nous devrons faire état plus tard, est de savoir si les leucocytes éosinophiles du thymus des Reptiles ne sont pas des leucocytes bourrés de débris hématiques.

Nous avons dit, dans la première partie de ce travail, que Affanassiew (1877) avait décrit au niveau des corpuscules de Hassal de gros leucocytes remplis de débris de globules rouges phagocytés par eux. Des faits très analogues furent signalés dans la suite par Nusbaum (1901-1902) et ses élèves.

Plus récemment, Hammar (1905), émit l'opinion que les cellules granuleuses décrites par Affanassiew n'étaient pas des leucocytes ayant phagocyté des hématies, mais simplement des leucocytes à granulations éosinophiles.

Les opinions de Affanassiew et de Hammar sont-elles forcément incompatibles ? Il serait légitime de répondre non, en admettant avec Weidenreich (1901), par exemple, que beaucoup de leucocytes éosinophiles ne sont que des formes d'évolution de leucocytes ayant absorbé des hématies.

Nous ne pouvons toutefois nous rallier à cette manière de voir. Nous avons, certes, rencontré souvent dans le thymus des Reptiles des hématies en voie de dégénérescence et des leucocytes phagocytant ces hématies. Telle n'est cependant pas l'origine des cellules granuleuses du thymus. Nous nous appuierons, pour le démontrer sur les arguments suivants :

1° Nous avons démontré plus haut que les cellules granuleuses n'étaient pas des éléments endogènes naissant dans le thymus, mais bien des cellules exogènes pénétrant dans le thymus ;

2° Quand on trouve dans un thymus de Reptile des hématies dégénérées et des leucocytes bourrés de débris hématiques, ces derniers, d'ailleurs très différents des cellules granuleuses, sont toujours en nombre infiniment inférieur au nombre

souvent considérable des cellules acidophiles, basophiles ou mixtes qui peuvent envahir le thymus.

Ceci ne veut pas dire que nous niions l'origine hémoglobinique de *certaines* granulations éosinophiles, mais ce que nous affirmons, c'est que les leucocytes granuleux que l'on trouve dans le thymus ne doivent pas leur éosinophilie à des processus hémolytiques qui se passent dans le thymus, pas plus qu'ils ne sont nés aux dépens de cellules propres du thymus.

Nous verrons dans la suite qu'au sein du thymus peuvent se produire des phénomènes d'hémolyse et des phénomènes de phagocytose ; mais nous verrons en même temps que les formes cellulaires qui résultent de ces processus n'ont que de lointaines analogies avec les formes cellulaires que nous venons de décrire.

Nous n'en dirons pas davantage pour le moment sur ce sujet. Seule, l'analyse du thymus de différents Reptiles pourra nous permettre de préciser l'évolution de ces éléments et le rôle éventuel qu'ils peuvent jouer.

Il nous reste maintenant à passer à l'étude des éléments qui nous intéressent plus particulièrement, nous voulons parler des cellules épithéloïdes, des cellules myoïdes et des corps de Hassal.

Toutefois, avant d'aborder cet objet, il nous est indispensable de dire quelques mots de la vascularisation du thymus de la Tortue de printemps.

La vascularisation du thymus est, chez les Reptiles, sujette à des variations assez considérables. Les vaisseaux forment tantôt un discret réseau capillaire au sein de l'organe, tantôt ils envahissent le thymus en grande quantité et le sillonnent en tous sens. De même la paroi des petits vaisseaux et des capillaires varie de structure, spécialement au point de vue de l'abondance des fibrilles conjonctives.

Chez l'animal dont nous nous occupons à présent, la vascularisation se trouve réduite à fort peu de chose. Nous ne dirons rien des grosses artérioles pourvues d'une tunique contractile, dont la structure ne présente aucune disposition spéciale. Si

nous portons au contraire notre attention sur les capillaires, nous pouvons immédiatement distinguer deux dispositions nettement différentes.

Dans le premier cas, nous avons affaire à un capillaire de structure très simple : c'est un canal endothélial doublé de quelques cellules à fibrilles conjonctives.

Dans le second cas, au contraire, le capillaire se trouve entouré par deux graines conjonctives ; l'une appliquée immédiatement contre l'endothélium, l'autre située à une certaine distance de la première et constituant avec celle-ci une sorte de double gaine périvasculaire. Dans cette gaine se trouvent emprisonnées, d'une part, de petites cellules thymiques, d'autre part, des leucocytes granuleux.

La figure 4, empruntée au thymus de *Tropidonotus natrix* donnera une idée de cette dernière disposition tout à fait caractéristique du thymus des Reptiles.

Nous venons de dire que chez la Tortue normale sacrifiée au printemps, les capillaires sont peu abondants tandis que les petites cellules thymiques sont extraordinairement nombreuses.

Parmi ces capillaires, ceux qui se rencontrent le plus, sont les capillaires simples de la première espèce. Les capillaires à double gaine conjonctive sont très rares. Comme nous le dirons plus loin, ces capillaires sont en pleine régression.

Munis de ces renseignements sommaires concernant la vascularisation du thymus, nous pouvons aborder l'étude des grandes cellules claires qui nous ont frappés à l'examen du thymus de notre Tortue.

LES CELLULES MYO-ÉPITHÉLOÏDES

Deux caractères essentiels permettent de distinguer immédiatement ces cellules des petites cellules thymiques que nous avons étudiées plus haut. C'est, d'une part, le volume du cytoplasme, considérable par rapport à celui des petites cellules thymiques ; c'est, d'autre part, l'aspect du noyau, qui est clair

et nettement vésiculeux. C'est à ces cellules, trouvées par beaucoup d'auteurs chez des animaux très variés, qu'a été donné le nom de « cellules épithéloïdes », nom que nous avons nous-même employé avec celui de « cellules myo-épithéloïdes » dans une note préliminaire sur le thymus des Reptiles (1908). Ce sont ces noms qui nous serviront désormais à désigner ces éléments dont nous étudierons successivement la forme et les dimensions, la structure cytoplasmique et nucléaire, le mode de groupement entre elles, la disposition et la situation par rapport aux petites cellules thymiques, l'origine, et enfin l'évolution.

a) *Forme et dimensions des cellules épithéloïdes et myo-épithéloïdes.*

La forme et les dimensions de ces éléments peuvent varier considérablement. Les cellules que nous considérons comme les plus jeunes, — nous verrons ultérieurement pourquoi — sont habituellement fusiformes, le grand axe de la cellule valant à peu près de 5 à 10 fois l'axe transversal.

Lorsque la cellule avance en âge et s'accroît, elle conserve pendant un certain temps cette forme allongée, puis se raccourcit, devient polygonale, et tend finalement vers la forme sphérique parfaite qu'elle atteint très souvent. Les lignes qui précèdent ne se rapportent, bien entendu, qu'à un type moyen de myoïdes ou de myo-épithéloïdes. Certains éléments atteignent en effet très rapidement la forme globuleuse ; d'autres, au contraire, atteignant des longueurs considérables, prennent la forme de fibres. Enfin, certaines cellules, surtout les épithéloïdes typiques, peuvent ne jamais arriver à la forme sphérique et dégénérer en conservant des formes polygonales très irrégulières (*Voir fig.* 17 *à* 22).

Ici se pose une question qui présente une importance considérable au point de vue de l'interprétation de l'origine des cellules qui nous occupent. Nous avons dit dans la première partie de cet ouvrage que Hammar (1905) avait signalé à différentes reprises l'existence de prolongements étoilés partant de la péri-

phérie des grandes cellules hassaliennes. Ces prolongements démontraient, aux yeux de cet auteur, l'existence d'anastomoses entre ces grandes cellules et les cellules étoilées du réticulum d'origine épithéliale du thymus. Hammar put conclure de cette observation que les cellules des corps de Hassal, ainsi que les cellules myoïdes n'étaient que des cellules réticulaires profondément modifiées. Pensa (1902-1905), réfuta cette manière de voir, déclarant que les cellules épithéloïdes du thymus étaient toujours dépourvues de prolongements lorsqu'on les étudiait sur des préparations fixées irréprochablement.

Nous ne pouvons souscrire entièrement à aucune de ces deux manières de voir.

Contre Pensa, nous dirons que si beaucoup de cellules épithéloïdes et myoïdes sont globuleuses et dépourvues de prolongements, il n'est pas rare du tout, d'en rencontrer qui soient pourvues de plusieurs prolongements très nets.

Nous renverrons le lecteur aux *figures* 17, 18 et 20, se rapportant à la Tortue ; et, en anticipant sur les descriptions d'autres Reptiles, aux *figures* 2, 12, 13, 28, 31, 32, 34, 44 et 45 *par exemple*. Dans aucun de ces cas il n'est permis, ce nous semble, d'invoquer un artifice de préparation ou une fixation imparfaite.

Mais ces prolongements ont-ils la valeur que leur attribue Hammar (1905) ?

Nous ne le pensons pas.

Jamais en effet ces prolongements ne se raccordent à des éléments qui puissent être identifiés aux cellules épithéliales réticulaires.

Les connexions précises de ces cellules myo-épithéloïdes pourvues de prolongements seront étudiées plus loin, et nous verrons alors les conclusions logiques que l'on peut en déduire. Bornons-nous, pour l'instant, à constater l'indiscutable existence de grandes cellules pourvues de prolongements.

Les dimensions des cellules myo-épithéloïdes sont très va-

riables, soit d'un élément à l'autre, soit pour un même élément. Ces cellules ont en effet une période de croissance, une période d'état et une période de déclin. A leur apogée, ces cellules peuvent atteindre 10 et 20 fois la taille des petites cellules thymiques. Les cellules de 50 à 60 μ sont fréquentes. Elles peuvent atteindre 100 μ. Certaines fibres striées peuvent attendre 200 μ. La plupart des dessins reproduits dans les planches annexées à ce travail permettront mieux que des chiffres de saisir les proportions relatives des petites cellules thymiques et des éléments qui nous occupent.

b) *Structure du noyau des cellules myo-épithéloïdes.* — Les noyaux des cellules myo-épithéloïdes ont toujours une structure typique, quelle que soit l'espèce de Reptiles observée, l'âge de l'animal, la taille ou la forme de la cellule myo-épithéloïde. Ce sont des noyaux vésiculeux, clairs, délimités par une membrane très nette, pourvus d'un réticulum lininien discret, pauvres en basichromatine qui se trouvent sous forme de grains très fins éparpillés le long des travées lininiennes ou contre la face interne de la membrane nucléaire, et sous forme d'un ou deux pseudonucléoles volumineux très dense, très chromophile, situés vers le centre du noyau (*Voir toutes les figures*). Ces noyaux sont habituellement de forme elliptique ou ovale, parfois piriformes ou réniformes. Leurs dimensions varient avec les dimensions des cellules qui les contiennent. Dans les cellules épithéloïdes les plus petites, le noyau ne dépasse que légèrement en taille le noyau des petites cellules thymiques. Dans les grandes cellules myo-épithéloïdes les noyaux atteignent quatre ou cinq fois la taille des noyaux des petites cellules thymiques.

Le noyau des petites cellules myo-épithéloïdes occupe, le plus généralement, lorsqu'il est unique, le centre du cytoplasme Dans les éléments très allongés (*fig.* 18 *et* 20 *par exemple*), le noyau est situé d'ordinaire à un des pôles de la cellule. Il n'est pas rare du tout de trouver des cellules myo-épithéloïdes bi ou plurinucléées. Dans ces cas — sur la signification desquels nous

aurons à revenir — les noyaux se répartissent de façons très différentes dans le cytoplasme (*Voir par exemple, fig.* 26, 29, 30 *et* 31). Les types cellulaires reproduits dans ces figures se rapportant au thymus des *Hémidactyles*, se retrouvent également chez la Tortue.

Le noyau des cellules myo-épithéloïdes conserve sa forme vésiculeuse, et sa structure caractéristique tant que ces cellules évoluent activement. Lorsque la dégénérescence vient les frapper, leurs noyaux se flétrissent, se ratatinent, se pycnosent et finalement disparaissent (*Voir figures* 17 *et* 19). Ces formes d'involution sont très rares et même souvent inexistantes chez les Tortues adultes, normales, bien nourries, examinées au mois de mai. Nous les retrouverons très abondantes, au contraire, chez des animaux plus âgés ou examinés vers la fin de l'été. Nous devrons d'ailleurs anticiper sur la description de ces types pour faire plus rapidement saisir au lecteur l'importance des divers points qu'il nous reste à traiter à propos des cellules myo-épithéloïdes.

En résumé donc, les noyaux des cellules myo-épithéloïdes saines, même les plus jeunes, présentent deux caractéristiques essentielles : forme vésiculeuse turgescente, rareté de la basichromatine qui se condense en un ou deux volumineux pseudonucléoles. On ne saurait mieux comparer ces noyaux qu'aux noyaux des cellules nerveuses, et l'on comprend ainsi l'erreur ancienne de Fleisch (1869) qui assimilait les grosses cellules épithéloïdes globuleuses à des cellules ganglionnaires.

Mais ce qui doit plus particulièrement nous frapper et fixer notre attention, c'est la ressemblance incontestable qui existe, toute question de dimensions mise à part, entre les noyaux des cellules myo-épithéloïdes et les noyaux des cellules conjonctives que nous décrivions au début de ce chapitre (*Voir fig.* 1). Même aspect clair, vésiculeux ; même nucléole volumineux.

Nous ne possédons pas encore les éléments nécessaires à la discussion approfondie de ces ressemblances. La suite de notre étude nous les apportera.

c) *Structure du cytoplasme des cellules myo-épithéloïdes.* — Le cytoplasme peut se présenter sous deux aspects très différents ; ou bien le cytoplasme paraît homogène ou légèrement grenu ; ou bien le cytoplasme présente une structure fibrillaire. Dans ce second cas, les fibrilles différenciées au sein de la cellule, peuvent être simples, ou bien présenter une seconde striation transversale donnant l'aspect de fibrilles musculaires. Aux deux termes extrêmes de cette série, la cellule à protoplasme homogène et la cellule à striation musculaire transversale, s'appliqueront les noms de cellules *épithéloïdes* et de cellules *myoïdes.* Ces deux formes typiques sont en réalité reliées entre elles par toute une série de termes intermédiaires que nous grouperons sous le nom de *cellules myo-épithéloïdes.*

Les figures 17 *à* 21 donneront au lecteur une idée de l'aspect de ces différentes variétés d'éléments.

Enfin nous attirerons l'attention sur la manière dont se colorent les cellules épithéloïdes, myoïdes et myo-épithéloïdes, avec les différents réactifs histologiques.

Sauf de rares exceptions (forme de dégénérescence), le cytoplasme des cellules myo-épithéloïdes est acidophile et ne fixe pas l'ématoxyline au fer de Heidenhain. Par l'hématoxyline-éosine, ces cellules se colorent en rose ; par le Flemming — safranine, violet de gentiane, orange G — elles se colorent en orangé ; par la safranine et vert lumière, elles prennent une teinte vert pré très nette ; par cette dernière coloration, on peut cependant obtenir toute une gamme de teintes différentes depuis le vert émeraude franc, couleur que prennent par ce réactif les tissus collagènes, jusqu'au vert mousse foncé, couleur que prennent certaines cellules épithéloïdes en voie d'atrophie (*Voir fig.* 2, 9, 10, 12, 14, 15, 16, *par ex.*).

Si l'on emploie les procédés de coloration élective du tissu conjonctif, les résultats obtenus sont des plus intéressants. Jamais, en effet, le cytoplasme des cellules myo-épithéloïdes ne se colore comme le cytoplasme d'une cellule banale ; il prend au contraire soit nettement la coloration du tissu col-

lagène, soit le plus souvent une série de teintes plus ou moins voisines de cette coloration.

Ainsi, après l'hématoxyline au fer et différenciation par la fuchsine S-picriquée, les grandes cellules ne prennent pas la coloration jaune pâle du cytoplasme des autres cellules, mais une teinte rosée plus ou moins accentuée. Après la triple coloration de Prenant, aucune des grandes cellules épithéloïdes ou myoïdes ne se colore en rose tandis que toutes prennent des colorations vertes de différentes tonalités (*Voir par ex., fig.* 34 *à* 41).

Dans certaines conditions, les disques sombres des cellules myoïdes fixent l'hématoxyline au fer et les colorants basiques tels que le violet de gentiane, la safranine, la fuchsine basique, etc., etc.

Aucune méthode ne nous a permis de déceler dans ces cellules myo-épithéloïdes la présence en quantité notable de filaments ergatoplasmiques, de grains mitochondriaux ou de granules de sécrétion quelconques. Dans un ou deux cas nous avons observé, au sein de cellules épithéloïdes sphériques, la présence de cristalloïdes.

a) *Cellules épithéloïdes à cytoplasme homogène.* — Le cytoplasme de ces cellules est toujours dépourvu de striation fibrillaire ; il est homogène, clair, ou bien légèrement grenu (*Voir fig.* 12, 17, 22, 31, *par ex.*). Il ne nous a jamais été permis de déceler la présence d'une sphère ou d'un centriole dans ces cellules.

Pour beaucoup de cellules, cette structure cytoplasmique simple représente le stade définitif : dans ce cas, les cellules s'accroissent et meurent sans jamais présenter de striation. Toutes les cellules cependant, même si elles doivent donner naissance à des éléments striés passent par ce stade de cellule épithéloïde à protoplasme homogène qui doit dans beaucoup de cas être considéré comme représentant des cellules jeunes. Ainsi, au début de la formation d'éléments myo-épithéloïdes, soit chez un Reptile très jeune, soit chez un Reptile adulte au début du printemps, comme la Tortue de mai dont nous nous occupons pour l'instant, on ne trouve pour ainsi dire

que des cellules épithéloïdes typiques (*fig.* 32). La formation de fibrilles lisses ou striées est le plus souvent un stade de différenciation secondaire, par laquelle passent certaines cellules, tandis que d'autres, comme nous le disions plus haut, conservent leurs caractères de cellules épithéloïdes.

b) *Cellules à striation concentrique ou longitudinale.* — Ces cellules sont relativement rares chez la Tortue du mois de mai. Elles deviennent beaucoup plus abondantes chez les Tortues observées pendant l'été ou en n'importe quelle saison chez les Reptiles âgés.

Ces cellules sont caractérisées par la présence au sein du cytoplasme d'une striation très nette, longitudinale pour les éléments fusiformes allongés ; concentrique au contraire pour les cellules globuleuses (*Voir fig.* 17, 21 *et aussi* 12, 26 *et* 34).

Très souvent, la striation est plus accentuée autour du noyau, zone dans laquelle le cytoplasme plus colorable, semble s'être condensé (*fig.* 21 *et* 22 *par ex.*).

Très souvent enfin, la striation n'occupe qu'une partie de la cellule, la zone périnucléaire, par exemple, tandis que le reste du cytoplasme présente le caractère d'homogénéité des cellules épithéloïdes.

Lorsque la striation est très nette et que la cellule est de forme globuleuse, on se trouve indiscutablement en présence des éléments décrits par Ver Eecke, chez la Grenouille, comme corpuscules concentriques. Ces cellules, qu'elles appartiennent à la Grenouille ou aux Reptiles, sont d'une identité absolue d'aspect et de structure ; aussi pouvons-nous dire — et cette conclusion se vérifiera par la suite — que les grandes cellules à striations concentriques que nous observons chez les Reptiles équivalent aux cellules décrites par Ver Eecke et par conséquent aux corpuscules concentriques ou corps de Hassal.

A quoi doit être attribué l'aspect strié du cytoplasme des cellules dont nous venons de parler ? Cet aspect est-il dû à de simples différences de densité du protoplasma, à une sorte de plissement, de ratatinement de celui-ci, ou bien à la différenciation de véritables fibrilles ?

L'examen attentif de cellules favorables démontre à l'évidence que les cellules différencient bien réellement tout un système de fines fibrilles.

Dans certains cas (*fig.* 26 *par ex.*), ces fibrilles atteignent un tel volume et un tel développement que tout doute est impossible. Cette figure — qui bien qu'empruntée à Hémidactylus, rappelle beaucoup de cellules de la Tortue — montre les fibrilles coupées tantôt tangentiellement, tantôt transversalement. Dans ce cas, on a sous les yeux des aspects rappelant à s'y méprendre les « Champs de Cohnheim ». Nous aurons à revenir sur cette analogie.

Quelle est la nature de ces fibrilles intra-cytoplasmiques ? Neurofibrilles, myofibrilles, fibrilles élastiques ou fibrilles collagènes ? Si l'hypothèse de l'existence de neurofibrilles au sein des éléments peut être éliminée d'emblée, nous ne disposons pas encore des arguments nécessaires à la distinction des trois autres espèces de fibrilles. Ce n'est que quand nous aurons exposé l'origine et l'évolution de ces cellules que nous pourrons trancher le problème.

c) *Cellules à striation transversale ou cellules myoïdes.* — Ces cellules sont très rares chez la Tortue adulte de printemps. Quelques mois plus tard on les trouve en nombre plus considérable ; on peut les trouver en grande abondance chez certains Reptiles âgés.

Aussi anticipons-nous légèrement sur les chapitres suivants en nous adressant, pour la description des cellules myoïdes, à une Tortue grecque sacrifiée vers le mois d'août.

C'est chez la Tortue que l'on peut trouver les cellules myoïdes les plus nombreuses et les plus typiques.

Un premier point que nous signalerons est l'absence complète de sarcolemme autour des cellules à striation transversale. Nous confirmons en cela les recherches de Hammar (1905) et de Weissenberg (1907).

On peut, au point de vue de la forme, distinguer trois espèces de cellules myoïdes; les unes sont très étroites et très allongées,

généralement pourvues d'un noyau situé à une des extrémités du cytoplasme ; les autres sont de formes moins allongées et plus trappues tout en ayant un axe longitudinal plusieurs fois plus grand que l'axe transversal ; les troisièmes enfin sont globuleuses. *Les figures* 18, 19 et 20 feront saisir les aspects sous lesquels se présentent les cellules striées.

Les cellules des deux premiers types ont presque toujours leurs extrémités libres ; parfois ces extrémités s'anastomosent avec les prolongements d'autres cellules myo-épithéloïdes (*Voir par ex. chez la Vipère, fig.* 44 *et* 45). Jamais ces extrémités ne s'anastomosent avec une formation qui puisse être considérée comme un tendon ou tout au moins comme un point d'appui. Ces cellules striées sont d'ailleurs toujours dépourvues d'innervation et insensibles à l'excitation électrique (Hammar, 1905). Les cellules globuleuses du troisième type sont toujours ou presque toujours dépourvues de prolongement et sont, partant, isolées.

Si nous étudions la striation de plus près, nous pourrons à nouveau distinguer différents types de cellules d'après la complication de la striation ou d'après la répartition de la striation dans le cytoplasme. A ce dernier point de vue, nous pourrons immédiatement distinguer les cellules à striation complète, ou cellules myoïdes, *str. sens.*, et les cellules à striation incomplète ou cellules myo-épithéloïdes. Dans ce dernier cas, deux alternatives peuvent encore se présenter : ou bien la cellule est complètement pourvue d'une striation fibrillaire longitudinale ou cencentrique et seule la striation transversale est partielle ; ou bien la striation longitudinale elle-même est partielle et nous trouvons dans la même cellule une zone de protoplasma homogène, une zone fibrillaire simple et une zone rhabdomyoïde (*Fig*, 20, *fig.* 7, 8, 10, *par ex.*).

Les cellules très allongées du premier type signalé plus haut sont en règle très générale, presque complètement striées. Les cellules des deuxième et troisième type sont le plus souvent des cellules myo-épithéloïdes.

De même, la striation la plus parfaite et la plus compliquée est généralement présentée par les cellules possédant la striation la plus complète. Aussi sont-ce les cellules myoïdes très allongées (*fig.* 18) qui nous offriront la complication structurale la plus intéressante. Dans ces cellules, les disques clairs et les disques sombres, très nets, se succèdent avec une grande régularité. La raie Z se retrouve avec la plus grande netteté, et nous pouvons, sur ce point, confirmer pour les Reptiles, les recherches de Hammar (1905), et surtout de Weissenberg (1907) chez les Oiseaux.

Les disques sombres possèdent la propriété de biréfringence et présentent assez souvent en leur milieu une fine strie plus claire. Dans les disques clairs, il ne nous a jamais été possible de déceler avec certitude la fine raie sombre secondaire que l'on peut trouver dans beaucoup de muscles.

Enfin, dans ces éléments à striation très parfaite, les myofibrilles se colorent facilement au niveau des disques sombres par l'hématoxyline au fer, le Magenta, la safranine, le violet de gentiane (*fig.* 7. 18,20). L'alternance régulière de disques clairs monoréfringents et de disques sombres biréfringents, la présence de la raie Z ne peuvent laisser de doute sur la nature musculaire de la striation des cellules qui nous occupent. Cependant l'aspect atypique de certaines de ces cellules, l'absence d'innervation, l'absence de disposition régulière et de point d'insertion doivent faire adopter avec Hammar, Weissenberg et d'autres le nom de cellules *myoïdes* que l'on donne à ces cellules.

La disposition typique telle que nous venons de la décrire et telle que nous l'avons représentée dans la *figure* 18 est loin d'être constante.

La raie Z notamment peut très souvent ne pas se manifester ou bien disparaître très rapidement. Aussi trouve-t-on la plupart du temps une striation beaucoup plus simple, constituée uniquement par la succession de disques sombres et de disques clairs, sans raie Z, sans strie claire dans les disques sombres, ni strie sombre dans les disques clairs (*fig.* 7, 8, 9, 10, 20).

La striation très complète dans les cellules allongées du premier type se simplifie de plus en plus dans les cellules fusiformes du deuxième type ou dans les cellules globuleuses du troisième type.

Dans les cellules fusiformes striées, on trouve facilement tous les stades de transition entre la striation parfaite avec raie Z et une striation beaucoup plus simple formée de disques clairs et obscurs. La *figure* 20 est particulièrement démonstrative à cet égard. Elle représente une cellule myo-épithéloïde pourvue de deux prolongements striés, l'un très mince, présentant les raies Z, l'autre plus épais et pourvu d'une striation plus simple. Les *figures* 7, 8, 9, 10, empruntées au thymus de *Callopeltis* montrent d'autres exemples de la simplification de la striation.

Si nous observons à présent les cellules globuleuses striées, nous constaterons que la striation devient plus rudimentaire encore et surtout beaucoup plus irrégulière. Toute trace de raie Z a disparu. Les disques sombres et les disques clairs, plus ou moins orientés suivant les rayons de la cellule se succèdent irrégulièrement. Les disques sombres ou clairs ne se juxtaposent plus aux disques sombres ou clairs voisins, mais se disposent au contraire sans ordre (*fig.* 19).

Chez la Tortue, les disques sombres ne laissent plus percevoir à ce stade leur structure fibrillaire ; ils se présentent en coupe, sous forme de petits bâtonnets sombres, biréfringents, ne fixant plus le fer ou les anilines basiques. Chez d'autres animaux (*Callopeltis*, *par ex.*), les disques paraissent au contraire se dissocier en leurs éléments fibrillaires constituants. On peut dans ce cas observer des cellules globuleuses bourrées de petits granules biréfringents orientés en cercles concentriques (*fig.* 11).

Les trois formes de cellules striées que nous venons de décrire représentent-elles trois espèces cellulaires distinctes ou bien les différentes étapes de l'évolution d'un même élément cellulaire ?

Nous rappellerons que Weissenberg (1907), dans ses recherches sur le thymus des oiseaux distingue également trois types de cellules striées : les cellules allongées régulièrement striées : type I; les cellules fusiformes moins régulièrement striées : type II; et enfin les cellules globuleuses à striation concentrique : type III.

S'appuyant sur le fait de l'existence de formes de transition entre ces trois types et sur la présence en grande abondance de cellules du type III chez les animaux âgés, cet auteur estime que les trois formes sont les stades de transformation et de dégénérescence d'une même cellule. Nous adopterons cette conclusion ainsi que la distinction en cellules myoïdes du type I, type II et type III, pour le thymus des Reptiles.

Nous ajouterons dès maintenant, en nous basant sur l'existence de toutes les formes de transition, que les cellules épithéloïdes, les cellules striées et les cellules myoïdes appartiennent toutes à une même espèce cellulaire. Toutes ces cellules ont les mêmes affinités pour les matières colorantes, la même structure nucléaire ; elles débutent toutes en étant des éléments de volume assez réduit et de forme allongée ; elles finissent presque toutes leur évolution sous forme de cellules globuleuses, sombres, à noyau pycnotique. Nous démontrerons plus loin que toutes ces cellules ont la même origine et la même évolution.

d) Groupement des cellules myo-épithéloïdes entre elles. — Deux questions seront envisagées dans ce chapitre : 1° Les rapports des cellules myo-épithéloïdes entre elles ; 2° Le mode de groupement en colonies de cellules myo-épithéloïdes.

1° *Rapports des cellules myo-épithéloïdes entre elles.*

Les cellules myo-épithéloïdes peuvent être isolées, juxtaposées, anastomosées ou fusionnées en un véritable syncitium.

(1) Nous n'étudierons pas ici les rapports que peuvent affecter les cellules myo-épithéloïdes avec d'autres cellules : nous nous réservons de le faire plus loin dans le chapitre ayant trait à l'origine des cellules myo-épithéloïdes.

1) *Cellules isolées :* Toutes les formes de cellules myo-épithéloïdes peuvent se rencontrer à l'état isolé. Cependant, les cellules les plus jeunes, assez petites, de forme allongée, sont rarement isolées. Par contre, les cellules globuleuses, qui doivent être considérées comme des éléments vieux, sont le plus habituellement entourées de toute part par les petites cellules thymiques. Les cellules myoïdes obéissent à cette règle chez les Reptiles et tout particulièrement chez la Tortue. Les cellules striées ne s'isolent le plus souvent que lorsqu'elles ont atteint la forme globuleuse qui prélude à leur dégénérescence complète et à leur disparition.

b) *Cellules juxtaposées :* Cette disposition représente le cas le plus habituel.

c) *Cellules anastomosées :* Cette disposition est assez rare chez la Tortue. Nous aurons à en signaler de beaux exemples chez la Vipère (*fig.* 44 et 45).

d) *Etat syncitial :* S'observe fort souvent chez la Tortue. Il ne s'agit bien entendu pas de cellules plurinucléées que l'on trouve fréquemment dans les types épithéloïde, myoïde, ou myo-épithéloïde, mais bien de larges plaques protoplasmiques parsemées de noyaux et ne présentant pas de limite intercellulaire.

Ce sont le plus habituellement de grandes cellules à protoplasme homogène ou finement grenu qui réalisent cet état syncitial.

La *figure* 22 montre un groupe de cellules épithéloïdes présentant par place des membranes intercellulaires, par place l'état syncitial. Il faut immédiatement distinguer les cellules épithéloïdes groupées en sincytium, des grandes cellules géantes d'origine leucocytaire.

La disposition des éléments et surtout le volume, la structure et la disposition des noyaux ne laisseront aucun doute sur la distinction à établir entre ces deux formes cellulaires (*fig.* 22 et 23).

2° *Mode de groupement en colonies des cellules myo-épithéloïdes.*

La plupart des auteurs qui ont étudié les grandes cellules du thymus et les corps de Hassal, ont distingué des corps de Hassal simples, formés d'une seule grande cellule, et des corps de Hassal composés résultant de la juxtaposition de plusieurs grandes cellules (Ver Eecke, Hammar, etc.). Ce mode de classification est dominé par la notion du corpuscule de Hassal. Il est sous-entendu que les grandes cellules thymiques — nos cellules myo-épithéloïdes — sont le plus souvent appelées à se grouper autour d'un centre commun de façon à réaliser le corpuscule concentrique typique décrit depuis nombre d'années. Chez les Reptiles, cette disposition en corpuscule concentrique loin d'être la règle, est presque l'exception ; les cellules myo-épithéloïdes se disposent suivant les groupements les plus divers. Aussi n'avons-nous pas continué à appeler, avec Ver Eecke (1899) « corpuscule de Hassal » toute cellule arrondie, striée concentriquement. L'identité des corpuscules de Hassal décrits chez les *Mammifères*, et des cellules myo-épithéloïdes des Ichtyopsides et des Sauropsides est absolue à nos yeux, mais elle n'a pas encore été démontrée. D'ailleurs, l'appellation de « corpuscule de Hassal » implique une idée de groupement spécial, idée dans laquelle il n'est tenu aucun compte de la filiation cellulaire. Aussi préférons-nous abandonner ce nom impropre pour nous en tenir au terme général de cellules myo-épithéloïdes, qui représente — nous le verrons par la suite — une race cellulaire bien déterminée, quel que soit le mode de groupement secondaire des cellules.

A première vue, la fantaisie la plus absolue paraît présider au groupement des cellules myo-épithéloïdes. On les trouve tantôt isolées tantôt en groupes de 50, 60 ou plus (*fig.* 1 et 17). Entre ces deux extrêmes, s'observent tous les intermédiaires : cellules groupées par deux, trois, quatre, dix ou plus. A suivre ces différentes modalités, la description se perdrait en détails

oiseux ; aussi nous en tiendrons-nous à quelques mots d'explication concernant nos planches.

La figure 21 montre quatre cellules épithéloïdes groupées en corpuscule de Hassal. Autour de la cellule centrale, sphérique, pourvue de deux noyaux, se groupent trois cellules épithéloïdes à protoplasme abondant, légèrement grenu, et pourvues de gros noyaux vésiculeux à nucléole volumineux, teint en rouge par la triple coloration de Flemming. La cellule centrale présente un protoplasme strié concentriquement. Cette striation est beaucoup plus nette et beaucoup plus dense autour du gros noyau central. A gauche de celui-ci, se voit un second noyau, plus petit, ratatiné et peu chromophile.

Ces cellules à deux ou trois noyaux, dont un ou plusieurs paraissent frappés d'atrophie, se trouvent assez fréquemment parmi les cellules épithéloïdes du thymus de la plupart des Reptiles. (*Voir aussi fig.* 26 *et* 29, *par ex.*) Nous verrons plus loin comment il convient d'interpréter ces structures.

La figure 22 montre un autre mode de groupement des cellules épithéloïdes de la Tortue.

L'analogie avec les « corps de Hassal » devient ici plus lointaine.

Cette figure montre une série de cellules épithéloïdes groupées autour d'une cavité centrale. En haut et à gauche du dessin s'aperçoivent quelques limites intercellulaires nettes ; partout ailleurs les cellules épithéloïdes paraissent former un syncitium. Enfin, en bas et à droite, se voient deux cellules épithéloïdes isolées. Toutes ces cellules, dont le protoplasme est grenu et se colore en jaune-orange par la triple coloration de Flemming, se reconnaissent immédiatement aux caractères de leurs noyaux qui les différencient immédiatement des petites cellules thymiques.

Au-dessus et au-dessous de la cavité centrale, on peut observer plusieurs petites cellules thymiques complètement entourées par le cytoplasme des cellules épithéloïdes. Enfin, on remarque encore que la cavité centrale est bordée vers la gauche

d'une sorte de cuticule différenciée à la surface des grandes cellules épithéloïdes. Nous verrons ultérieurement que ces cellules peuvent différencier, à leur surface, des cuticules, des bordures en brosse ou même des bordures à cils vibratils. Chez la Tortue, ces dernières formations sont toutefois très rares, et la simple condensation cuticulaire de la surface du cytoplasme est la disposition que l'on peut observer le plus couramment.

Dans la cavité centrale, se trouvent incluses de petites cellules thymiques et quelques débris de noyaux en pycnose.

Ce groupement des cellules épithéloïdes autour d'une cavité centrale est très fréquent, tout particulièrement dans le thymus des Tortues sacrifiées au mois de mai.

Ces cavités, ainsi environnées de toutes parts par des cellules épithéloïdes, affectent des formes assez variées qui méritent d'attirer notre attention. Tantôt la cavité présente la forme d'une sphère ou d'un ovoïde ; tantôt, au contraire, la cavité, très allongée, est de forme tubulaire — soit qu'on l'observe directement sur des coupes passant par le grand axe de la cavité, soit qu'on observe la série des coupes, sectionnant transversalement la cavité.

Enfin, on peut fort souvent observer des cavités entourées de cellules épithéloïdes et se juxtaposant bout à bout, ou latéralement, et réalisant ainsi des trajets souvent très longs semés de grandes cellules circonscrivant des cavités.

Le contenu de ces cavités est représenté le plus généralement par des débris nécrotiques qu'il n'est plus possible d'identifier. On peut y reconnaître parfois de petites cellules thymiques, des cellules granuleuses plus ou moins dégénérées, des leucocytes, des hématies dégénérées, ou même des débris de fibres conjonctives.

Il arrive que la cavité soit incomplètement circonscrite par les grandes cellules épithéloïdes et que la masse centrale nécrosée se rattache au reste du tissu thymique par un pédicule rétréci.

Quelle signification faut-il attacher à ces formations cavitaires entourées de cellules épithéloïdes ?

Hammar (1908), dans son dernier mémoire sur le thymus des Téléostéens distingue deux espèces de formations kystiques : qu'il appelle « Sequestercysten » et « Distensionscysten ». Les premiers sont dus au groupement des cellules autour de débris nécrotiques ; les autres proviennent de l'accumulation des produits sécrétés par les cellules qui bordent le kyste.

Les cavités entourées de cellules épithéloïdes que nous venons de décrire participent, semble-t-il, à ces deux modes de formations. La présence de débris dégénérés au centre de la cavité doit nous les faire rattacher aux « Sequestercysten » ; d'autre part, il arrive parfois chez la Tortue et très souvent chez l'Orvet que le kyste augmente de volume et se distende; à ce stade, les cellules épithéloïdes qui bordaient le kyste sont distendues et aplaties (voir par exemple la figure 24) mais ce ne sont là que des modifications secondaires et ce qu'il importe de préciser, c'est l'origine de la cavité primitive occupant le centre de certains groupes épithéloïdes (1).

La présence dans ces cavités de cellules granuleuses, de leucocytes et parfois de débris d'hématies doit faire penser à l'origine vasculaire de ces formations.

Nüsbaum et ses élèves ont fait jouer à l'involution des vaisseaux un rôle considérable dans la formation des corps de Hassal. Nous trouvons-nous en présence de phénomènes de même ordre ?

L'étude des dispositions des groupes formés de très nombreuses cellules myo-épithéloïdes et la recherche de l'origine de ces cellules viendra nous fixer à cet égard.

Dans le thymus de la Tortue grecque adulte sacrifiée vers la fin de l'été, on peut trouver, comme nous le disions plus haut, des cellules myo-épithéloïdes groupées en nombre considérable.

(1) Les petites cavités kystiques que nous décrivons à présent sont nettement distinctes des grandes cavités tapissées par un épithélium cylindrique régulier, souvent cilié, que l'on observe parfois dans le thymus de la plupart des Verbébrés. Nous parlerons plus loin de ces formations.

La *figure* 17 est tout à fait démonstrative à cet égard. Elle montre un groupe de cellules myo-épithéloïdes de toutes formes et à tous les stades de leur évolution. Quelques-unes seulement des petites cellules thymiques (*p. c. th.*) qui en réalité

entourent de toutes parts les cellules myo-épithéloïdes, ont été représentées sur le dessin.

La *figure* 17 montre presque toutes les formes cellulaires que nous avons décrites plus haut : cellules épithéloïdes de forme arrondie ou allongée, à protoplasme homogène, grenu, ou strié concentriquement, cellules myoïdes très allongées ; cellules myo-épithéloïdes ; enfin cellules saines et cellules en voie

de dégénérescence, ces dernières caractérisées par leur forme souvent globuleuse, leur teinte très sombre, leur noyau en état de pycnose plus ou moins avancée. Nous signalerons en passant deux points sur lesquels nous aurons bientôt à revenir : 1° l'existence, à côté de fibres très allongées, striées, d'autres fibres, très allongées, onduleuses, aurantiophiles, rappelant des fibres conjonctives ; 2° dans le bas du dessin, vers la gauche, la présence de petites cellules épithéloïdes fusiformes, à cytoplasme peu abondant, et pénétrant sous forme de traînée dans ce parenchyme thymique.

Le groupement de tous ces éléments est très caractéristique ; nous n'avons plus sous les yeux ces dispositions simples, concentriques réalisant le « corps de Hassal ». Les cellules myo-épithéloïdes se répandent dans le tissu thymique en longues traînées, se ramifiant de droite et de gauche. Le mode même de ramification rappelle immédiatement la distribution des capillaires. Cet aspect est peut-être plus frappant encore dans la figure II représentant, en un dessin demi-schématique la distribution des cellules myo-épithéloïdes dans le tissu thymique.

De simples analogies de forme ou de distribution ne peuvent toutefois nous autoriser à poser une conclusion concernant l'origine vasculaire des éléments myo-épithéloïdes. L'observation du thymus de Tortue nous a permis de réaliser l'observation décisive, qui permet d'établir avec certitude l'origine réelle des grandes cellules thymiques.

Mais il importe avant d'aborder ce point essentiel, de dire encore quelques mots de

e) La disposition et la situation des cellules myo-épithéloïdes par rapport aux petites cellules thymiques. — Il est de notion courante que les corps de Hassal et les grandes cellules thymiques sont, en règle très générale, l'apanage de la zone médullaire du thymus. Chez les Reptiles, et tout particulièrement chez la Tortue, il est loin d'en être toujours ainsi. Cette disposition ne se trouve plus ou moins réalisée qu'après une période

de multiplication très active des petites cellules thymiques de la périphérie de l'organe. Ces cellules refoulent alors, par leur masse, tous les éléments plus anciens, vers le centre du thymus.

Nous disions au début de ce chapitre que chez la Tortue de mai que nous avons examinée, il n'est pas possible de distinguer une zone médullaire d'une zone corticale. Chez ce même animal, comme chez la plupart des Reptiles, les cellules myo-épithéloïdes se rencontrent aussi bien au centre du thymus que sous sa capsule conjonctive.

Les cellules myo-épithéloïdes ne contractent jamais de rapports de continuité avec les petites cellules thymiques. Lorsque les grandes cellules sont saines elles sont, en règle générale, assez étroitement entourées de toutes parts par les petites cellules thymiques. Lorsque les grandes cellules sont en voie de dégénérescence, elles se rident, diminuent de volume, se ratatinent et sont très souvent alors séparées des petites cellules thymiques par un espace libre.

e) *Origine des cellules myo-épithéloïdes de la Tortue.* — Il est permis d'écarter d'emblée l'hypothèse qui ferait dériver les cellules myo-épithéloïdes des petites cellules thymiques. L'absence de formes de transition, les caractères différentiels du noyau, ne peuvent laisser aucun doute à ce sujet.

Devons-nous nous rallier aux idées de Hammar, faisant dériver ces formes cellulaires des « reticulumzellen », à l'hypothèse de l'inclusion embryonnaire de Weissenberg, ou aux théories de l'école de Nusbaum qui, à la suite de Affanassiew voit dans l'involution vasculaire l'origine des corps de Hassal ou de leurs équivalents ?

Nous avons exposé plus haut les arguments qui nous faisaient rejeter l'hypothèse de Weissenberg.

L'examen du thymus de la Tortue adulte peut-il nous fournir des arguments contre les idées de Hammar ? Certes oui.

La disposition des cellules myo-épithéloïdes ne rappelle en rien un réseau épithélial modifié. Pourquoi, s'il en était ainsi, cette disposition en longues traînées ramifiées ? Pourquoi ce

groupement fréquent autour des cavités ? Pourquoi, surtout, la présence, au sein de ces cavités, de globules blancs, de cellules granuleuses ou même d'érythrocytes dégénérés ?

Par quelle suite de transformations faut-il qu'une « Reticulumzellen » passe, pour se transformer, de cellule étoilée anastomosée à ses semblables en un long élément fibrillaire, strié ou non ?

Force nous est, en tous cas, de renoncer à trouver, chez les Reptiles, des formes de transition entre la « reticulumzellen », de Hammar et la cellule striée que nous reproduisons *figure* 18.

La présence d'hématies dégénérées, la disposition en traînées ramifiées, l'existence de cavités au centre des groupes de cellules myo-épithéloïdes doit attirer l'attention sur les modifications vasculaires, trop délaissées depuis Affanassiew et Nusbaum.

La *figure* 32 va nous permettre de surprendre sur le fait la formation de jeunes cellules épithéloïdes.

Au centre du dessin se voit un capillaire pourvu d'une double gaine conjonctive, tel que ceux que nous avons décrit plus haut et représenté dans la *figure* 1 de notre note préliminaire (Dustin, 1908), et dans la *figure* 4 du présent Mémoire.

Les hématies tassées les unes contre les autres sont à différents stades de régression. L'endothélium vasculaire, et la fine gaine conjonctive qui tapissait sa face externe, ont complètement disparu. Dans l'espace compris entre cette gaine disparue et la gaine conjonctive externe se voient plusieurs cellules granuleuses à grains acidophiles et sidérophiles, et plusieurs noyaux en voie de pycnose. Ces noyaux en pycnose représentent vraisemblablement les restes de noyaux de petites cellules thymiques emprisonnées entre les deux gaines conjonctives du vaisseau, lors de la formation de celui-ci.

La gaine conjonctive externe n'est plus que partiellement distincte. Normalement, pendant la période de perméabilité et d'activité du vaisseau, cette gaine est formée de cellules à noyau allongé, différenciant de nombreuses fibrilles conjonc-

tives, se colorant électivement par les mélanges de van Gieson ou de Prenant.

Ici, nous voyons — vers la droite, par exemple, où les fibrilles conjonctives sont encore assez nettement perceptibles — que la gaine périvasculaire a perdu partiellement ses caractères histochimiques. Le réactif picro-fuchsiné de van Gieson produit une coloration d'un rose terne au niveau des fibrilles conjonctives, au lieu de la coloration rouge vif que l'on observe au niveau du tissu conjonctif interlobulaire, ou des fines fibrilles conjonctives intralobulaires ou périvasculaires.

Les cellules conjonctives, primitivement très aplaties et allongées, ont augmenté considérablement de volume ; leur noyau est devenu vésiculeux ; le protoplasme prend un volume considérable, d'aspect habituellement grenu chez la Tortue ; les cellules ainsi constituées ne se colorent ni comme les cellules thymiques ni comme les cellules à fibrilles collagènes ; elles prennent une teinte rose terne, par la fuchsine picrique, une coloration nettement verte, par le réactif de Prenant, mais d'un vert moins intense, de ton moins vif que les fibrilles conjonctives.

Tous les stades de transition peuvent s'observer entre la gaine conjonctive périvasculaire typique, et la formation de cellules épithéloïdes.

Outre cet argument, l'examen de dispositions telles que celle représentée par la figure 35 ne peut laisser aucun doute sur la réalité de ces transformations. Cette figure nous montre en effet la continuation directe des anciennes fibres conjonctives avec les cellules épithéloïdes. Ces dernières cellules, encore de petite taille, dans le bas de la figure, prennent, dans la partie supérieure de celle-ci, une taille beaucoup plus considérable.

L'observation de pareilles dispositions, facile à réaliser chez la Tortue, est, nous le répétons, décisive. Ce mode de formation des cellules myo-épithéloïdes explique fort bien les différences d'aspect que l'on peut observer dans ces cellules. Les unes, s'isolant, s'accroissant considérablement, et éliminant de leur

cytoplasme toute trace de substance collagène, donnent naissance aux grandes cellules épithéloïdes, d'autres — par exemple, celles représentées à droite de la figure — peuvent rester en relations avec de longues bandes de cytoplasme, conservant ou non leur striation primitive et pouvant ultérieurement donner naissance à ces cellules myoïdes très allongées que nous décrivions plus haut. Très facilement aussi s'explique la présence de prolongements plus ou moins régulièrement étoilés que l'on peut observer à la périphérie des cellules myo-épithéloïdes, et l'existence de cellules myo-épithéloïdes anastomosées par leurs prolongements.

Quel est le mécanisme intime grâce auquel se réalisent ces curieuses transformations ? Deux hypothèses se présentent à l'esprit : ou bien les cellules de la gaine conjonctive périphérique des vaisseaux se dilatent, augmentent de volume, se déploient en quelque sorte, pour former les amas de cellules myo-épithéloïdes, ou bien au contraire ces transformations sont précédées ou tout au moins accompagnées de prolifération cellulaire, d'un véritable bourgeonnement.

La seconde hypothèse est souvent réalisée. Nous en verrons bientôt des exemples en étudiant le thymus des Lacertiens. Toutefois, chez la Tortue adulte normale, ce phénomène de bourgeonnement est rare ; il ne nous est en effet jamais arrivé de trouver chez ce Reptile de figures karyokynétiques dans des images telles que celle représentée figure 32. Aussi croyons-nous que dans ce cas le phénomène dominant est représenté par les modifications cytologiques et l'accroissement de volume des cellules périvasculaires. Sous leur forme de cellules à fibrilles conjonctives, ces cellules très aplaties, occupent un volume très restreint. Sous ce petit volume, leur nombre est toutefois amplement suffisant pour expliquer la présence des amas souvent considérables de cellules myo-épithéloïdes.

Nous concluerons donc que chez la Tortue — et nous vérifierons le fait chez la plupart des Reptiles étudiés par nous, — les cellules myo-épithéloïdes trouvent une de leurs origines

dans les transformations des cellules constituant la double gaine conjonctive de certains capillaires.

Nous pourrons à présent admettre que les cavités que l'on peut observer au sein des amas de cellules myo-épithéloïdes, cavités souvent remplies de cellules granuleuses, de leucocytes ou de débris d'hématies, ne sont souvent que le reliquat de la lumière de vaisseaux atrophiés.

Nous nous rapprochons beaucoup, on le voit, des théories de Nusbaum et de ses élèves Prymak et Machowsky. Toutefois, pour ces différents auteurs ces phénomènes dominant de la régression hassallienne des vaisseaux sont : l'érythrolyse, la phagocytose, la prolifération de l'endothélium avec participation secondaire des enveloppes propres du vaisseau. Chez les Reptiles observés par nous l'érythrolyse est un phénomène accidentel et secondaire, la prolifération endothéliale ne se réalise pas et la phagocytose souvent très intense chez certaines espèces ne donne jamais lieu à des formations rappelant des cellules myo-épithéloïdes, mais plutôt des cellules géantes (voir plus loin : le thymus des Hémidactyles : *fig.* 27). Les cellules hassalliennes (nos cellules myo-épithéloïdes), proviennent de la métamorphose de cellules conjonctives et non de modifications de cellules endothéliales ou leucocytaires.

Nous venons de décrire un des modes d'apparition des grandes cellules thymiques. Mais, en tout cas, les cellules conjonctives doivent-elles occuper la double gaine d'un capillaire pour pouvoir évoluer en myo-épithéloïdes ? Certes, non. Ces cellules conjonctives peuvent donner naissance aux grandes cellules du thymus par deux autres processus.

L'un, que nous pourrons étudier chez la Tortue, consiste en un véritable bourgeonnement de jeunes cellules conjonctives partant de la paroi d'un capillaire, l'autre, très net, chez les Reptiles âgés, et que nous étudierons bientôt chez *Lacerta viridis* n'est que la transformation directe en cellules myo-épitholoïdes de cellules conjonctives éparses dans le parenchyme thymique.

Dans le premier cas, nous voyons partir d'un point limité, de l'adventice d'un vaisseau, une fusée de cellules allongées, fusiformes, appliquées les unes contre les autres. Cette traînée cellulaire pénètre dans le parenchyme thymique en se bifurquant, ou en envoyant des rameaux latéraux. Les cellules constituant ces formations sont pourvues du noyau caractéristique, vésiculeux, à nucléole volumineux, à basichromatine assez rare. Dans leur ensemble, ces cellules ressemblent à de jeunes fibres musculaires lisses ou à certaines formes de cellules vaso-formatives. Ces traînées cellulaires peuvent, dans certains cas, et tout particulièrement au voisinage du vaisseau qui leur a donné naissance, présenter en leur axe, une fine lumière tapissée par de très délicates cellules endothéliales, et renfermant des hématies. Tout semble démontrer que nous assistons là à l'histogenèse d'un capillaire thymique. Cependant, beaucoup de ces bourgeons semblent avorter et ne jamais évoluer en capillaire parfait. Dans ces conditions, les cellules allongées constituant ce bourgeon, cellules issues, nous le répétons, de l'adventice de certains vaisseaux intrathymiques, peuvent augmenter de volume, et prendre les caractères des cellules épithéloïdes, ou même myoïdes.

La *figure* 17 montre au point marqué *c. ep. X* quelques-uns de ces éléments issus de la paroi du capillaire qui a donné naissance, en régressant, à cet immense amas de cellules myo-épithéloïdes.

La *figure* 1 montre, chez un autre Reptile, une traînée de cellules myo-épithéloïdes de même origine, probablement, issues de la paroi du capillaire en voie d'atrophie que l'on voit dans le haut du dessin.

En résumé donc, nous pouvons dire que chez la Tortue, il est possible d'observer facilement la naissance de cellules myo-épithéloïdes aux dépens de cellules conjonctives périvasculaires directement, ou aux dépens de cellules issues de ces cellules conjonctives périvasculaires.

Est-ce à dire que tout capillaire qui dégénère donne néces-

sairement naissance à des cellules myo-épithéloïdes ? Il n'en est rien, et nous verrons que bien souvent et tout particulièrement lors de la régression sénile du thymus, l'atrophie des capillaires n'est pas accompagnée par la formation de grandes cellules, mais au contraire par la multiplication considérable des fibrilles conjonctives. Cette observation est importante, nous le verrons, pour établir l'interprétation la plus logique à donner aux phénomènes vasculaires que nous venons de décrire.

Nous en terminerons avec les cellules myo-épithéloïdes de la tortue, en disant quelques mots de leur évolution.

f) *Evolution des cellules myo-épithéloïdes de la Tortue.* — Ce n'est certes pas de l'examen du thymus de quelques Tortues que l'on peut induire les étapes de l'évolution complète de ces cellules. Dans un même thymus, on peut cependant, à l'aspect et à la disposition des cellules, saisir quelques-uns des stades de cette évolution. L'état du protoplasme peut donner une idée de la croissance de la cellule ; l'état du noyau renseignera sur l'apparition de phénomènes dégénératifs.

C'est ainsi que les cellules les plus petites, fusiformes, à noyau bien turgescent, cellules généralement groupées en longues traînées, doivent évidemment être considérées comme les cellules les plus jeunes. D'autre part, les cellules globuleuses, très sombres, à noyau pycnotique, chromolytique ou complètement dégénéré et fragmenté, doivent évidemment représenter le terme presque ultime de l'évolution des cellules myo-épithéloïdes.

C'est cette classification qu'a suivie Weissenberg en distinguant des cellules myoïdes des types I, II et III. Nous verrons plus loin que l'étude de thymus à diverses périodes de leur activité démontre également que beaucoup de cellules globuleuses et, en tout cas, celles dont le protoplasme est sombre et le noyau dégénéré, sont des éléments anciens. Un argument indirect qui vient encore militer en faveur de cette opinion est celui-ci : rarement isolées, les cellules que nous considérons

comme jeunes sont habituellement disposées en groupes entourés de toutes parts par les petites cellules thymiques, les cellules vieilles, au contraire, sont isolées de leurs voisines par la prolifération de petits éléments thymiques qui s'insinuent entre les cellules myo-épithéloïdes et les disloquent. La *figure* 1, par exemple, montre on ne peut plus nettement, les cellules épithéloïdes devenir globuleuses et s'isoler à mesure qu'elles s'éloignent de leur point d'origine et sont par conséquent plus vieilles.

Comme nous rédigions ces pages, nous est parvenu un travail des plus intéressants sur le thymus des Téléostéées, que son auteur, le professeur Hammar, a eu l'extrême obligeance de nous envoyer.

Dans ce travail, Hammar (1908), réfute la filiation que nous donnons ici et que nous avions déjà indiquée sommairement dans notre note préliminaire. Cet auteur a pu observer des cellules myoïdes se présentant d'emblée sous la forme sphérique. Mais, outre qu'il est très difficile, à la simple vue d'une cellule, d'établir même approximativement son âge, il est bien certain que si cette cellule myoïde provient de cellules du réticulum comme le soutient Hammar, elle a dû être fusiforme ou multipolaire à un moment donné de son évolution et sa forme globuleuse est déjà une modification secondaire.

Loin de nous, la pensée que toutes les cellules myoïdes passent, pour dégénérer, par la forme globuleuse, ou que toute cellule globuleuse a ses instants comptés ! Certaines cellules myo-épithéloïdes prennent rapidement la forme sphérique et la conservent un certain temps. Beaucoup de nos figures montrent des éléments semblables. Mais ce que nous pouvons affirmer à nouveau, bien entendu en ce qui concerne les Reptiles, c'est que la forme sphérique est une différenciation *secondaire*. Ce sont, dans les neuf-dixièmes des cas les cellules sphériques qui présentent les phénomènes de dégénérescence les plus accentués (Voir *fig.* 1, 12, 17, 19, 38, 39, 40, 44).

Nous terminerons ici l'exposé général de l'état des cellules myo-épithéloïdes du thymus de la Tortue grecque.

Avant de passer à l'étude du thymus du second Reptile que nous avons choisi comme type, *Lacerta viridis* adulte, capturé en septembre, nous signalerons encore chez la Tortue l'existence, au sein du thymus, de très grandes cellules géantes.

La *figure* 23 en montre un bel exemple. Cette cellule, en compagnie de plusieurs autres semblables, se trouvait au centre d'une cavité provenant de l'involution d'un gros capillaire. Nous reviendrons ultérieurement sur ces formations lors de l'étude du thymus des Hémidactyles.

II. Thymus de Lacerta viridis adulte capturé en septembre

Le thymus faisant l'objet de la description qui va suivre provient d'un exemplaire de *Lacerta viridis* mâle capturé en septembre dans l'île de Jersey. Après quelques jours de captivité, l'animal fut sacrifié et ses glandes thymiques furent fixées au liquide de Bouin.

Chez ce Lézard, et en règle générale chez tous les Lacertiens adultes sacrifiés à la fin de l'été, le thymus, toujours situé à la région antérieure du cou, est fort difficile à trouver. Les dimensions de cet organe n'excèdent souvent pas un ou deux millimètres ; sa coloration, d'un gris terne, ne permet que difficilement de le distinguer du tissu conjonctif avoisinant.

Chez la Tortue, qui nous a servi de premier type, nous avons étudié des glandes thymiques pouvant être considérées comme étant en pleine activité. Les petites cellules thymiques étaient, en effet, en grande abondance, parmi elles beaucoup étaient en mitoses ; le tissu conjonctif intrathymique était peu abondant ; on ne pouvait noter nulle part de phénomènes d'atrophie ou de nécrose.

Le lézard, dont nous allons nous occuper, représente un type diamétralement opposé. Les glandes thymiques paraissent épuisées ; le tissu conjonctif les envahit ; tous les signes de l'involution, peut-être définitive, peut-être saisonnière, se dessinent.

Comparé au thymus de Lézards fraîchement captivés et sacrifiés au printemps, le thymus de l'animal dont nous nous occupons, se trouve réduit d'environ les deux tiers de son volume ; de toutes parts il est enserré dans une coque conjonctive assez épaisse, qui le pénètre et le divise en trois ou quatre lobules.

Comme nous l'avons fait chez la Tortue, nous examinerons successivement ici l'état des cellules thymiques vraies, des cellules conjonctives, des cellules granuleuses, des cellules myo-épithéloïdes, et enfin de la vascularisation.

LES PETITES CELLULES THYMIQUES

Les petites cellules thymiques sont devenues relativement rares ; assez rapprochées les unes des autres à la périphérie des lobules, elles se dispersent vers le centre de ceux-ci, où elles sont séparées les unes des autres par l'interposition d'autres cellules, telles que cellules granuleuses, cellules conjonctives, cellules myo-épithéloïdes. Nulle part il est possible de découvrir de petites cellules thymiques en mitose. De plus, on rencontre fréquemment des noyaux de petites cellules thymiques en pycnose. Ces deux phénomènes — absence de karyokinèse et dégénérescence pycnotique des noyaux — expliquent la rareté des cellules thymiques. Dans le thymus de la Tortue du printemps, les petites cellules lymphoïdes constituaient pour ainsi dire à elles seules le parenchyme thymique ; devant leur abondance et leur intensité de prolifération, tous les autres éléments cellulaires paraissaient s'effacer.

Ici, au contraire, il n'est plus guère possible de dire, au premier coup d'œil, quel est l'élément fondamental du thymus ; les petites cellules thymiques ne représentent plus la majorité parmi les éléments cellulaires du thymus ; elles ont fait place, en s'atrophiant et en cessant de se multiplier, à d'autres cellules, qui viennent évoluer au sein des lobules thymiques.

Chez la Tortue, il était difficile, nous l'avons vu, de préciser

les rapports exacts existant entre les petites cellules thymiques, et cela à cause même de l'abondance prodigieuse de ces cellules.

Ici les petites cellules étant plus dispersées, il est plus facile de saisir leur disposition.

Très fréquemment, les petites cellules thymiques sont isolées. Elles affectent alors la forme sphérique et se reconnaissent toujours aux caractères de leur noyau arrondi, très chromophile, caractères qui sont les mêmes chez tous les Reptiles. Cette disposition s'observe surtout au centre de l'organe (*par ex.*, *fig.* 36).

D'autres fois, également vers le centre, des lobules thymiques, les petites cellules sont groupées en amas plus ou moins considérables. Parfois, on peut observer facilement les limites intercellulaires. D'autres fois, les petites cellules paraissent groupées en syncitium (*voir fig.* 35, 36).

Enfin, les petites cellules thymiques, assez éloignées les unes des autres, par l'atrophie de beaucoup d'entre elles, peuvent sembler réunies les unes aux autres par de fins prolongements protoplasmiques qui constituent un délicat réseau. Cette disposition s'observe en certains points de la périphérie des lobules, où les petites cellules thymiques sont encore assez abondantes et où leurs rapports ne sont pas encore masqués par l'invasion de cellules granuleuses ou conjonctives.

Le réseau, ainsi formé, très délicat et très incomplet, ne peut aucunement être comparé au réseau habituellement décrit dans le thymus et formé par les « reticulumzllen » de Hammar. Il s'agit ici, non pas de « reticulumzellen », mais bien de petites cellules thymiques typiques. Nous verrons dans un instant qu'à ce réseau s'en superpose un autre beaucoup plus grossier et d'origine conjonctive.

LES CELLULES CONJONCTIVES

Le tissu conjonctif, très discret, nous l'avons vu dans le thymus de Tortue étudié dans le chapitre précédent, prend ici un développement considérable.

Les lobules thymiques sont entourés, nous l'avons dit plus haut, d'une gaine conjonctive épaisse ; de même, les vaisseaux, très nombreux et dont nous reparlerons plus loin, sont entourés d'une gaine adventicielle conjonctive très développée.

Le tissu conjonctif périlobulaire et le tissu conjonctif périvasculaire sont réunis l'un à l'autre par un réseau de cellules étoilées ayant différencié dans leurs prolongements de longues fibrilles collagènes.

Ces cellules conjonctives intrathymiques peuvent se présenter sous deux aspects. Celles qui forment les gaines périlobulaires ou périvasculaires, sont très allongées, très aplaties, pourvues de nombreuses fibrilles collagènes; elles possèdent un noyau allongé en forme de bâtonnet ou de fuseau comme cela s'observe habituellement dans les faisceaux de tissu conjonctif fasciculés.

Les cellules conjonctives intrathymiques sont, au contraire, étoilées ; elles ne différencient que peu ou même pas de fibrilles collagènes dans leur cytoplasme et sont toujours pourvues d'un gros noyau vésiculeux au centre duquel se voit un volumineux nucléole baso-sidérophile.

Ce sont, à n'en pas douter, les éléments que nous avons considéré chez la Tortue, comme des cellules conjonctives. Mais, alors qu'elles étaient rares chez la Tortue, elles deviennent très abondantes et forment un véritable réseau intrathymique chez notre Lézard.

La nature conjonctive de ces éléments nous paraît démontrée par les faits suivants :

1) Différenciation au sein du cytoplasme de beaucoup d'entre elles, de fibrilles collagènes ;

2) Rapports de continuité directe entre ces cellules et la gaine conjonctive périthymique d'une part, et le tissu conjonctif périvasculaire, d'autre part.

Cependant, leur disposition étoilée, les caractères de leur noyau paraissent les rapprocher des cellules du réticulum décrites encore tout récemment dans le nouveau travail de Hammar (1908), sur le thymus des Téléostéens.

Cet auteur a observé et dessiné des éléments analogues aux nôtres. Il estime qu'ils représentent bien des cellules réticulaires, s'appuyant sur ce fait que la méthode de Mallory ne les colore pas en bleu.

Nous objecterons à cela que la méthode de Mallory, comme celle de Van Gieson, ou celle de Prenant, ne sont électives que pour autant que les cellules conjonctives aient différencié en elles de la substance collagène. Toute cellule conjonctive passe nécessairement par un stade d'indifférence aux colorations électives.

De plus, Hammar représente dans ce travail (*fig.* 25 à 30), des fibrilles conjonctives colorées électivement par la méthode Mallory. Ces fibrilles doivent avoir été différenciées et être supportées par des cellules, dont il serait intéressant de connaître les caractères nucléaires et de pouvoir les comparer aux « reticulumzellen ». Les dessins ne permettent malheureusement pas de le faire.

Enfin, dans la figure 37, pl. IV, de ce même travail, Hammar représente de grandes cellules réticulaires renfermant de fines fibrilles. Or, ces fibrilles peuvent se poursuivre jusque dans la basale, qui, elle, est incontestablement de nature conjonctive. Ce dessin montre la continuité qui existe entre les cellules du réticulum que nous considérons comme conjonctif et la coque de tissu conjonctif périthymique.

Nous ne voyons qu'un moyen de concilier ces deux opinions, ce serait d'admettre que les «reticulumzellen» puissent différencier des fibrilles conjonctives dans leur cytoplasme. C'est un fait que Hammar n'a jamais signalé, que nous sachions. Il ne serait pas plus étonnant que de voir une cellule endodermique différencier en elle des myo-fibrilles. Malheureusement, nous ne saurions souscrire à cette hypothèse, éminemment conciliable ; il nous paraît en effet bien certain que les cellules conjonctives intrathymiques, comme la plupart des cellules atypiques que l'on trouve dans le thymus, sont des éléments exogènes.

Les cellules conjonctives que nous venons de décrire se trouvent en grande quantité dans le thymus du Lézard vert sacrifié à la fin de l'été. Ces cellules affectent les groupements et les formes les plus diverses ; elles présentent un polymorphisme très accentué sur lequel nous aurons à revenir et qui est souvent une des caractéristiques des éléments mésodermiques.

LES CELLULES GRANULEUSES

Les cellules granuleuses sont très abondantes dans ce thymus. Elles s'y présentent avec les mêmes caractères que ceux que nous avons signalés à propos de la Tortue. Ce sont des cellules généralement arrondies ; possédant un noyau sphérique ou ovalaire rappelant le noyau des petites cellules thymiques, mais de dimensions un peu supérieures. Le protoplasme, assez abondant, est rempli de granulations les unes acidophiles les autres basophiles et sidérophiles. Chez les Lézards, ces deux espèces de granulations, souvent renfermées dans la même cellule, ont souvent la même forme et la même grandeur. La figure 35 montre une cellule granuleuse remplie presque entièrement de granules sidérophiles ; la figure 36 représente une de ces cellules remplies de grains acidophiles, se colorant en rouge rubis par la triple coloration de Prenant, et renfermant en même temps quelques granulations sidérophiles se colorant en noir par la même méthode.

Ces cellules granuleuses se trouvent disséminées dans tout le thymus ; on les trouve aussi bien dans la zone corticale que dans la zone médullaire. En certains endroits, elles sont en nombre au moins égal, à celui des petites cellules thymiques. A la périphérie des lobules thymiques, là où les petites cellules thymiques sont encore relativement nombreuses, ces cellules et les cellules granuleuses se mêlent intimement. A première vue, on croirait que les cellules granuleuses sont des éléments propres du thymus, différenciés sur place, tant elles sont nombreuses. Mais on peut invoquer ici toutes les objections que nous avons formulées contre cette manière de voir en ce qui

concerne les cellules granuleuses du thymus de la Tortue. Nous ne trouvons en effet jamais de formes de transition entre la petite cellule thymique et la cellule granuleuse ; les cellules granuleuses se retrouvent hors du thymus, dans le tissu conjonctif périthymique, dans l'adventice des gros vaisseaux du cou, dans les gaines conjonctives des nerfs, au milieu des faisceaux musculaires. On peut voir les cellules granuleuses pénétrer dans le thymus le long des vaisseaux ou le long des travées conjonctives.

De tout ceci, nous retiendrons ce fait essentiel : l'envahissement du thymus du Lézard adulte, capturé en septembre, par de très nombreux leucocytes granuleux.

LES CELLULES MYO-ÉPITHÉLOÏDES

Les cellules myo-épithéloïdes retiendront un peu plus longtemps notre attention. Leur abondance, leur extrême variété, le grand nombre des stades évolutifs ou involutifs, vont nous permettre de saisir quelques-uns des points les plus importants de leur histoire.

Toutes les formes de cellules myo-épithéloïdes que nous avons décrites chez la Tortue se retrouvent ici. Toutes ces cellules ont toujours, quel que soit le Reptile envisagé, un gros noyau vésiculeux, pauvre en basi-chromatine, pourvu d'un ou plusieurs nucléoles basophiles volumineux.

Chez le Lézard vert, il arrive souvent de trouver des noyaux pourvus de deux nucléoles (fig. 35). On peut également observer des nucléoles étranglés en biscuit (fig. 35) ; ce n'est vraisemblablement là que le début de la division ou de la fragmentation des nucléoles.

Au point de vue de la structure du cytoplasme, nous pourrons, à nouveau, distinguer des cellules épithéloïdes à protoplasme homogène ou finement grenu ; des cellules myoïdes complètement striées et des formes intermédiaires ou cellules myo-épithéloïdes.

Les cellules épithéloïdes se présentent ici sous les aspects les

plus variés. Elles peuvent être assez petites, pauvres en cytoplasme, ou, au contraire, très volumineuses. Les cellules les plus petites sont en général fusiformes, assez allongées ; d'autres fois elles sont pourvues de trois ou plusieurs prolongements. D'autres sont arrondies en polygonales ; ce sont le plus habituellement celles de taille moyenne ou celles qui se trouvent groupées — comme nous le verrons dans un instant — autour de certains vaisseaux. Enfin nous rencontrons aussi de grosses cellules tout à fait globuleuses, généralement isolées et présentant très fréquemment des signes très intéressants d'involution que nous étudierons de plus près (*Voir fig.* 38, 39, 40, 41 *b*).

Les cellules épithéloïdes, appartenant à ces trois types, se trouvent en extrême abondance dans le thymus des Lézards que nous étudions.

Parmi les cellules striées, nous retrouvons, d'une part les cellules à striation simple concentrique, correspondant aux corpuscules de Hassal simples de Ver Eecke (fig. 34). Cette forme cellulaire est assez abondante chez notre Lézard. Il importe de remarquer que ces cellules se colorent en vert intense, par la tricoloration de Prenant, couleur absolument semblable à celle que prennent, par la même méthode, les fibrilles conjonctives.

Les cellules myoïdes sont rares dans ce thymus. Nous n'avons pu en découvrir que quatre ou cinq. C'étaient de grandes cellules volumineuses, fusiformes mono ou binucléées. La striation se réduisait à la présence de disques Q. Aucune raie Z n'était décélable pas plus que les stries accessoires dans les disques mono ou biréfringents.

Enfin, par-ci, par-là, pouvaient s'observer quelques cellules myo-épithéloïdes à striation très discrète et partielle.

a) *Groupement des cellules myo-épithéloïdes du thymus de Lacerta viridis.* — Les petites cellules épithéloïdes fusiformes sont rarement isolées. On les trouve généralement disposées en traînées sinueuses, se bifurquant parfois. Très souvent, ces traînées de petites cellules réunissent l'une à l'autre les enve-

loppes de deux capillaires voisins. A ce stade, les cellules épithéloïdes, encore petites, se distinguent déjà facilement des autres éléments thymiques par les caractères de leur noyau (*Voir fig.* 35 *et* 36).

Les cellules polygonales, de taille un peu plus considérable, sont aussi rarement isolées. On les trouve groupées par 3,4 ou plus, formant de petits îlots au sein du parenchyme thymique. Mais, beaucoup plus souvent, il est possible d'observer un groupement assez régulier autour d'une cavité centrale. L'origine vasculaire de cette cavité est ici tout à fait hors de doute. Il est en effet très souvent possible d'observer au centre de cette cavité les débris de l'ancien capillaire flétri.

La figure 35 est démonstrative à ce point de vue. Elle montre une série de cellules épithéloïdes, les unes encore fusiformes d'autres polygonales ou globuleuses, groupées autour d'un canal central.

A l'intérieur de celui-ci, se voient les restes d'un petit capillaire, dont tous les noyaux, en état de pycnose, sont à un stade avancé de la dégénérescence.

La plus grande partie de la tunique conjonctive du capillaire participe à cette dégénérescence ; seules les cellules les plus périphériques de cette tunique ont continué leur évolution et ont pris l'aspect de cellules épithéloïdes. Dans chaque coupe se rencontrent plusieurs des formations que nous venons de décrire. Les kystes constitués de cette façon sont formés par la juxtaposition de cellules autour d'une cavité préformée. Nous étudierons bientôt des cavités kystiques d'un ordre très différent, celles-ci étant intracellulaires, les premières étant au contraire extracellulaires.

Chez la Tortue nous avons pu surprendre sur le fait la transformation des cellules de la double gaine conjonctive périvasculaire en cellules épithéloïdes.

Chez le Lézard que nous étudions, nous avons pu observer la transformation épithéloïde très précoce de certains éléments périvasculaires.

C'est ainsi que l'on trouve le long de capillaires encore actifs et bien perméables, des cellules plus ou moins cubiques, appliquées contre la paroi du capillaire et offrant déjà tous les caractères cytologiques des cellules épithéloïdes.

La figure 37 montre un exemple de cette disposition. La paroi du capillaire se compose d'un endothélium très ténu, d'une fine couche de tissu conjonctif fibrillaire, et d'un revêtement de petites cellules épithéloïdes.

Que l'endothélium et les fibrilles conjonctives s'atrophient, que les cellules périvasculaires s'accroissent, et l'on aura réalisé le complexe cellulaire représenté par la figure 35.

Nous n'avons pu observer cette disposition très particulière que dans ce lot de *Lacerta viridis* capturés à Jersey en septembre. Nous l'interpréterons lorsque nous étudierons la vascularisation de ces thymus.

Disons enfin que dans ce thymus les cellules myo-épithéloïdes ou myoïdes se trouvent généralement isolées ou par petits groupes de 2 ou 3.

b) *Position des cellules myo-épithéloïdes dans les lobules thymiques et rapports de ces cellules entre elles et avec d'autres cellules intrathymiques.* — Quoique plus abondantes dans les parties centrales des lobules thymiques, les cellules myo-épithéloïdes se rencontrent également dans la couche corticale et jusque sous la capsule conjonctive périthymique : c'est là une disposition générale chez les Reptiles.

Les cellules épithéloïdes, myoïdes ou myo-épithéloïdes peuvent affecter entre elles les rapports les plus divers.

Souvent, simplement juxtaposées, les premières peuvent très fréquemment s'anastomoser ou former de véritables syncitiums (*fig.* 35 *par ex.*).

Il nous est arrivé fréquemment de trouver dans ces thymus de grosses cellules à striation concentrique, anastomosées par groupes de 2 ou 3. Dans ce cas, on a sous les yeux des cellules analogues à celle représentée par la *figure* 34 et situées les unes à côté des autres. De la périphérie du tourbillon fibril-

laire d'une cellule ronde part, comme cela se voit également *figure* 34, un faisceau de fibrilles qui aborde tangentiellement la grosse cellule ronde voisine, y pénètre et se mêle aux fibrilles concentriques de cette nouvelle cellule. Cette disposition a, comme nous le verrons dans un instant, une portée théorique des plus considérables.

Nous avons signalé plus haut l'existence de nombreuses cellules conjonctives étoilées au sein des lobules de ce thymus, évidemment en pleine involution saisonnière, ou peut-être définitive.

L'étude des rapports qui peuvent exister entre ces cellules et les cellules myo-épithéloïdes permet d'éclairer l'origine de ces derniers éléments.

De même que l'on peut trouver — nous venons de le dire — de grosses cellules rondes à striation concentrique, anastomosées entre elles on peut trouver de grosses cellules à striation concentrique anastomosées directement avec des cellules conjonctives étoilées. La figure 34 montre un exemple — et ils sont nombreux ! — de cette disposition. De la périphérie de la grosse cellule hassalienne part un faisceau de fibrilles présentant les réactions de la substance collagène et se continuant directement avec les fibrilles des cellules étoilées voisines.

La *figure* 38 montre un autre exemple du même fait, emprunté à la même préparation : une grosse cellule épithéloïde en voie de dégénérescence se trouve encore en relation de continuité, d'une part avec les restes flétris de la gaine conjonctive d'un ancien capillaire ; d'autre part, par deux prolongements, avec deux cellules étoilées dont l'une seulement a été reproduite sur le dessin. Un fait qu'il importe de remarquer, c'est qu'ici ni les cellules étoilées, ni les grandes cellules épithéloïdes ne présentent en elles de différenciation fibrillaire ; aussi ne fixent-elles pas énergiquement le vert lumière de la méthode de Prenant comme le font les cellules figurées au n° 34.

Quelle interprétation doit-on adopter pour expliquer l'existence de structures semblables ?

Deux hypothèses sont admissibles à première vue : ou bien les grosses cellules rondes à fibrilles concentriques ne sont que des cellules étoilées du réticulum conjonctif fortement et profondément modifiées ; ou bien les cellules étoilées et les cellules rondes ne sont que des cellules réticulaires modifiées. Cette dernière opinion est soutenue par Hammar.

Nous ne saurions nous y rallier. Nous avons énoncé plus haut les raisons qui nous faisaient considérer comme des cellules conjonctives les cellules étoilées que l'on trouve dans ce thymus de Lézard. Il en résulte nécessairement que nous devons considérer les grosses cellules rondes, et en général toutes les cellules myo-épithéloïdes, comme des cellules mésodermiques, ayant pénétré dans le thymus et y évoluant de différentes manières.

Ceci nous conduit à étudier :

c) *L'origine et l'évolution des cellules myo-épithéloïdes.* — Chez le Lézard, les rapports qu'affectent entre elles les cellules myo-épithéloïdes et certaines cellules indubitablement conjonctives, doivent nous suggérer l'idée de l'origine mésodermique commune de tous ces éléments. Nous avons démontré qu'il en est ainsi chez la Tortue, en établissant que les tuniques périvasculaires peuvent donner naissance à des éléments myo-épithéloïdes, soit par transformation directe, soit à la suite d'un véritable phénomène de bourgeonnement.

Chez le Lézard, des phénomènes analogues peuvent s'observer. Mais ici la faculté de se transformer en cellules myo-épithéloïdes n'est pas dévolue uniquement à certaines cellules périvasculaires et plus spécialement à celles formant la double gaine conjonctive de certains capillaires. Dans le thymus dont nous nous occupons, et qui présente des signes fort nets d'involution, nous voyons des cellules conjonctives périvasculaires s'essaimer dans le parenchyme thymique, et se mêler aux petites cellules thymiques. Arrivés parmi ces cellules, les éléments

mésodermiques jeunes, non encore différenciés, peuvent évoluer de diverses façons. Tantôt nous les voyons parcourir les étapes de leur évolution la plus habituelle : ils s'écartent les uns des autres, s'allongent, prennent la forme étoilée, différencient au sein de leur cytoplasme des fibrilles conjonctives : cette évolution est rare dans les thymus d'animaux jeunes et sains, où elle paraît entravée par un mécanisme assez mystérieux que nous essaierons de préciser plus loin ; dans le thymus d'animaux vieux ou d'animaux épuisés, cette évolution se produit de plus en plus fréquemment et doit nécessairement aboutir à la sclérose de l'organe.

Tantôt, au contraire, nous l'avons vu chez la Tortue, l'évolution en cellule conjonctive vraie avec fibrilles collagènes, n'est que transitoire. Tant que le capillaire central est en activité, les cellules conjonctives qui l'entourent à distance, conservent leur structure. Le capillaire vient-il à s'oblitérer et à dégénérer, les cellules conjonctives subissant d'autre influences — ayant probablement leur origine dans l'activité des petites cellules thymiques — se modifient, prennent l'aspect de cellules myo-épithéloïdes, vivent encore un certain temps sous cette forme, puis dégénèrent et disparaissent.

Enfin, dans un troisième cas, les jeunes cellules conjonctives ayant pénétré dans le thymus évoluent immédiatement vers les formes myo-épithéloïdes.

Ces trois cycles évolutifs peuvent s'observer chez *Lacerta viridis*, ainsi que toutes les formes de transition que l'on peut imaginer entre eux.

C'est ainsi que nous avons signalé les nombreuses cellules étoilées conjonctives, fixant le vert lumière ou le Van Gieson.

Les stades de la différenciation transformant les cellules conjonctives en cellules épithéloïdes, sont des plus intéressants à étudier.

Chez la Tortue, nous avons vu ces modifications se faire insensiblement. Les cellules perdaient d'abord leur affinité pour les colorants spécifiques des substances collagènes puis

se transformaient en grosses cellules épithéloïdes. Chez notre Lézard, la transformation peut se faire sans que les réactions microchimiques se modifient. C'est ce que démontre la figure 34 représentant une grosse cellule reliée à plusieurs cellules conjonctives et fixant intensément le vert lumière de la tricoloration de Prenant. Cette grosse cellule doit être considérée comme une cellule conjonctive, revenue sur elle-même, tassée en une masse globuleuse et ayant condensé en un tourbillon circulaire, les fibrilles conjonctives qu'elle avait différenciées. Ce mode de formation nous éclaire sur la signification cytologique qu'il convient de donner aux fibrilles que nous observons dans de pareils éléments. L'emploi de colorants non électifs ont pu faire identifier ces fibrilles aux myo-fibrilles. Les méthodes de van Gieson ou de Prenant permettent d'affirmer que dans certaines cellules myo-épithéloïdes du thymus, la striation concentrique peut être due à la présence de fibrilles conjonctives.

Si beaucoup de cellules peuvent conserver les réactions microchimiques de la substance collagène, d'autres, également fort nombreuses, perdent ces réactions partiellement, ou totalement suivant des mécanismes fort intéressants dont nous reparlerons à propos de la dégénérescence des cellules myo-épithéloïdes et de la formation de cavités kystiques.

Nous avons pu, chez ce Lézard, observer de très nombreuses cellules conjonctives ne prenant jamais nettement les réactifs de la substance collagène et ne donnant jamais naissance à des fibrilles conjonctives. Ces cellules passent sans transition de la forme « cellule jeune fusiforme » à la forme « cellule épithéloïde ». Elles ne présentent pas les mêmes réactions que les fibrilles conjonctives : c'est ainsi que par la triple coloration de Prenant, leur cytoplasme ne prend pas la teinte vert émeraude caractéristique, pas plus d'ailleurs que la teinte rose prise par le cytoplasme de la plupart des autres cellules, mais bien une teinte vert pâle.

Ces cellules ont donc une évolution beaucoup plus simple

que les précédentes. Elles atteignent rapidement la forme épithéloïde qu'elles conservent jusqu'à ce qu'elles dégénèrent. A ce groupe de cellules, se rattachent les cellules périvasculaires dont nous parlions plus haut, et que nous avons représentées aux figures 35 et 37, et beaucoup de cellules épithéloïdes éparses dans le thymus (fig. 36).

En résumé donc, les cellules myo-épithéloïdes proviennent toujours de cellules conjonctives profondément modifiées.

Il est nécessaire d'étudier l'origine des très nombreuses cellules conjonctives qui envahissent le thymus pour y évoluer de façons si diverses.

La rareté des cellules conjonctives dans le parenchyme thymique d'animaux jeunes, l'absence de ces cellules dans le thymus embryonnaire nous obligent à conclure que toutes les cellules conjonctives intrathymiques, et partant les cellules myo-épithéloïdes qui en dérivent, sont des éléments étrangers, introduits secondairement dans l'organe.

Nous avons vu antérieurement que d'autres éléments mésodermiques, les cellules granuleuses, pouvaient pénétrer le parenchyme thymique. Cette pénétration s'effectue par trois voies différentes. Nous avons en effet constaté l'immigration de leucocytes eosinophiles ou basophiles : 1° le long des gaines périvasculaires ; 2° le long des tractus conjonctifs inter et intralobulaires ; 3° de la membrane conjonctive périthymique directement dans le parenchyme thymique (voir fig. 4).

La pénétration des cellules conjonctives et de leurs dérivés, les cellules myo-épithéloïdes ou hassalliennes que nous observons en si grande abondance chez notre Lézard, présente assez bien d'analogies avec la pénétration des cellules granuleuses.

L'origine la plus habituelle de ces cellules est représentée par les gaines conjonctives périvasculaires, évoluant elles-mêmes en cellules hassalliennes ou donnant naissance à de nombreuses cellules jeunes s'éparpillant entre les petites cellules thymiques.

Lors de l'involution définitive ou saisonnière, normale ou accidentelle, les tractus conjonctifs intra-thymiques, et la gaine conjonctive périthymique peuvent aussi donner naissance à de jeunes cellules conjonctives. On les observe dans le thymus de Reptiles adultes où elles relient entre eux les tractus conjonctifs, la gaine conjonctive périthymique et les formations conjonctives périvasculaires.

En règle très générale, les jeunes cellules mésodermiques ayant ainsi pénétré dans les lobules thymiques évoluent immédiatement en cellules conjonctives, épithéloïdes, myoïdes, etc. Il peut arriver cependant que tout au début de leur transformation en épithéloïdes, ces cellules présentent des phénomènes de karyokinèse. Ce processus nous explique la présence assez fréquente chez le Lézard, des groupes de quelques cellules épithéloïdes jeunes que l'on rencontre par-ci par-là au milieu des petites cellules thymiques.

La figure 36 démontre ce fait. La position de la cellule, la netteté et les dimensions du fuseau ne permettent pas de confondre cette cellule avec de petites cellules thymiques en mitose. D'ailleurs, chez le Lézard, que nous étudions, aucune petite cellule thymique ne présente de phénomènes de division indirecte.

Pour en finir avec les cellules myo-épithéloïdes, il nous reste à dire quelques mots de leur régression.

Nous avons signalé chez la Tortue l'existence de nombreuses cellules globuleuses, très sombres, à noyau très peu ou pas du tout colorable par les réactifs de la chromatine. Nous avons considéré ces cellules comme des formes de dégénérescence des cellules myo-épithéloïdes, nous basant pour cela sur les phénomènes de régression nucléaire indubitables que ces cellules présentent. A un stade plus avancé, nous avons vu ces cellules se recroqueviller, se déchiqueter et disparaître bientôt complètement.

Un processus identique peut s'observer dans la régression des cellules hassalliennes du Lézard.

C'est ainsi que nous avons souvent observé de ces cellules pont le noyau en chromotyse, ne fixait plus l'hématoxyline ferrique ou les colorants basiques, ou, au contraire, en pycnose, fixait intensément ces mêmes substances. Nous avons également observé certaines cellules globuleuses dont le cytoplasme lui-même devenait sidérophile.

Que deviennent ultérieurement les débris des cellules myoépithéloïdes dégénérées ? Nous pouvons, *a priori* supposer qu'ils deviennent la proie de cellules migratrices et sont ainsi éloignés du thymus. Chez nos Lézards, il nous fut toutefois difficile de faire à ce sujet des observations péremptoires. Aussi remettrons-nous l'exposé de cette question à plus tard; nous verrons, en effet, les indications précieuses que peut fournir à cet égard l'étude du thymus des *Hémidactylus*.

Mais il est un mode de régression beaucoup plus intéressant dont il importe que nous parlions à présent.

Nous avons rappelé, dans la première partie de cet ouvrage, que Ver Eecke avait signalé dans le thymus des Amphibiens de nombreuses cellules de Hassal creusées de grandes vacuoles. Aux yeux de cet auteur, cette observation démontrait incontestablement l'existence d'une sécrétion interne du thymus aux dépens des corpuscules de Hassal.

Nos Lézards de Jersey, nous ont apporté un matériel tout à fait remarquable pour l'étude de cette question.

Déjà à l'examen au faible grossissement, il était possible de constater que le thymus de ces animaux paraissait semé de petites cavités kystiques, de forme, de volume, de dispositions très variables.

Ces cavités kystiques peuvent se diviser en deux groupes : les unes sont extracellulaires et sont formées par le groupement de plusieurs cellules épithéloïdes autour d'une cavité centrale commune ; à ce groupe se rattache la cavité kystique représentée par la figure 35. Nous avons dit ce qu'il fallait penser de la genèse de ces cavités. Au second groupe nous rattacherons des cavités intracellulaires telles que celles figurées en 38, 39,

40, et 41 *b*. Nous étudierons leur genèse, leur forme, leur contenu, leur paroi, leur signification.

Ces cavités intracellulaires résultent évidemment de la confluence de nombreuses petites vacuoles intracytoplasmiques. Les figures 38, 39 et 40 le démontrent et nous dispensent d'une plus longue description.

Arrivée à son complet état de développement, la cavité, très turgescente, prend la forme sphérique (fig. 41 *b*). On ne saurait mieux comparer cette cavité qu'à l'espace vésiculeux occupé par la graisse dans les cellules adipeuses. Lorsque deux ou plusieurs cellules épithéloïdes, situées côte à côte subissent cette transformation, il peut arriver que les cavités confluent d'une cellule dans l'autre : aussi peut-on observer deux cellules juxtaposées, délimitant une cavité en bissac, ou plusieurs cellules circonscrivant des cavités polycycliques de formes capricieuses, cavités intracellulaires, qu'il faut se garder de confondre avec les cavités kystiques extracellulaires du premier groupe.

Le contenu des cavités kystiques intracellulaires se présentent sous des aspects variables ; tantôt il paraît être un liquide limpide, incolore, ne fixant pas les colorants basiques ni acides. C'est le cas pour les cellules représentées en 38, 39 et 40 ; tantôt, au contraire, le kyste renferme une substance spéciale, très réfringente, à l'aspect de colloïde, fixant très intensément en vert émeraude, le vert lumière de la triple coloration de Prenant. Cette substance peut se présenter soit sous la forme d'un gros globule homogène plus ou moins sphérique (fig. 41), soit sous la forme de petits grumeaux disséminés dans toute la cavité (fig. 41 *b*). Quelle est la nature de cette substance ? Elle paraît devoir être rapprochée des substances colloïdes signalées dans les corpuscules de Hassal, par Bell notamment, dans le thymus des Mammifères.

Cependant une autre interprétation — que nous nous empressons d'ailleurs de présenter comme une simple hypothèse — nous paraît possible. Nous avons démontré l'origine con-

jonctive des cellules myo-épithéloïdes et la possibilité pour certaines cellules de se différencier ensuite et de se transformer en cellules myo-épithéloïdes.

D'autre part, nous venons de voir que la substance occupant les cavités kystiques intracellulaires présente pour le vert lumière et l'éosine, les réactions caractéristiques de la substance collagène. Peut-être assistons-nous ici à la dédifférenciation tardive d'une cellule conjonctive en dégénérescence, cherchant à éliminer la substance collagène qui s'est accumulée en elle.

Ces cellules peuvent également être comparées aux cellules muqueuses signalées dans le thymus par Hammar notamment. La question est, en tous cas, délicate à trancher et nous ne possédons pas encore les éléments d'une solution définitive.

La paroi des cavités intracellulaires peut présenter des différenciations fort intéressantes. Dans toutes les cellules creuses, à contenu limpide et incolore, la paroi du kyste ne se distingue du reste du cytoplasme que par une condensation linéaire, très fine, à peine visible (fig. 38, 39, 40). C'est également le cas pour beaucoup de cellules à contenu colloïdal. Chez ces dernières, cependant, on peut assister à la formation de cuticules, ou au développement de cils vibratils.

Dans le premier cas, nous voyons le cytoplasme se condenser au niveau de la paroi du kyste et former une fine cuticule, homogène, assez réfringente, fixant assez énergiquement le vert lumière. Cette disposition peut se retrouver également au niveau de la paroi des kystes extracellulaires et a été représentée dans la *figure* 35. Elle se retrouve à la partie la plus supérieure du kyste intracellulaire représentée *figure* 41.

Dans le second cas, nous voyons la paroi du kyste donner naissance à des cils. Cette ciliation se développe rarement sur toute la paroi du kyste ; elle est généralement partielle. Chez nos Lézards, la disposition la plus habituelle est celle réalisée par la cellule figurée au n° 41.

Sur une certaine étendue de la paroi se voit une véritable

brosse de cils courts, rectilignes, réguliers. Les corpuscules basaux sont peu visibles et fixent en général mal l'hématoxyline au fer. Chez le Lézard nous n'avons jamais observé de kyste extracellulaire cilié. Nous verrons ultérieurement qu'ils sont fréquents chez l'Orvet.

Ces cellules dont la ciliation est tournée vers une cavité centrale intracellulaire, sont des plus intéressantes au point de vue cytologique et doivent être rapprochées des cellules visuelles de la sangsue où une disposition analogue a été signalée par Prenant.

L'évolution de ces cellules, les caractères de leur cytoplasme et de leur noyau démontrent bien leur origine myo-épithéloïde. Ce sont des formations analogues qu'a décrites Hammar sous les noms de « cratères » et de « kystes » ciliés.

Quelle signification faut-il attribuer à l'apparition de la ciliation dans ces cellules.

Ce n'est très probablement, comme d'ailleurs la formation de cuticules, qu'un phénomène de réaction défensive de la cellule vis-à-vis d'un corps étranger.

Dans le cas actuel, le corps étranger est représenté par les substances mises en liberté dans la vacuole intracellulaire. Dans le cas de kystes extracellulaires, la ciliation sera extracellulaire et dirigée vers les détritus cellulaires occupant le centre du kyste (*fig.* 24 *et* 25).

La vacuolisation de certaines cellules hassalliennes représente-t-elle un phénomène sécrétoire comme l'a soutenu Ver-Eecke ?

Nous ne le pensons pas et nous estimons, au contraire, que ce ne sont là que des stades de dégénérescence. Les raisons suivantes nous amènent à cette conclusion :

1° Le phénomène de vacuolisation n'est pas constant. Il semblerait devoir l'être, s'il représentait l'expression d'une fonction sécrétoire fondamentale du thymus ;

2° Les réactions microchimiques et l'aspect morphologique des produits renfermés dans la vacuole sont très variables ;

3° On ne peut jamais observer dans ces cellules de phénomènes sécrétoires tels que apparition d'ergastoplasme, de grains de ségrégation, etc. ;

4° La plupart des cellules vacuoleuses présentent des signes protoplasmiques et nucléaires de dégénérescence : forme sphérique et couleur très sombre du cytoplasme ; chromolyse (fig. 38 et 39), pycnose, ou disparition des noyaux ;

5° La vacuolisation s'observe très souvent lors de la dégénérescence d'un grand nombre de cellules (1).

La vacuolisation peut toutefois être précoce et précéder notablement la mort de la cellule. C'est incontestablement le cas des cellules mettant en liberté dans leur vacuole de la matière colloïde et différenciant ultérieurement une bordure ciliée.

L'étonnant polymorphisme de tous les éléments que nous venons de décrire est fait pour dérouter. Il faut selon nous — et nous développerons cette idée plus loin — chercher la cause de cet état de choses, dans ce fait qu'il s'agit d'éléments profondément détournés de leur évolution habituelle et soumis à des influences de milieu tout à fait anormales

Il nous reste, pour terminer cette description, à dire quelques mots de la

Vascularisation du thymus de *Lacerta viridis* (Jersey, Septembre)

En général, les vaisseaux qui parcourent les lobules thymiques de ces Lézards sont beaucoup plus nombreux que chez la Tortue étudiée précédemment. De plus, tandis que chez cette dernière les capillaires n'étaient entourés que d'un revêtement conjonctif discret, les vaisseaux sont ici pourvus d'une adventice fibreuse souvent très épaisse. De cette adventice souvent tapissée de cellules épithéloïdes jeunes (fig. 37), partent des traînées de cellules conjonctives reliant les vaisseaux entre eux ou les vaisseaux à la capsule conjonctive périthymique.

(1) Nous avons récemment encore observé un cas très remarquable de vacuolisation des cellules de la corne antérieure de la moelle lombaire au cours d'une polynévrite.

Il semble que — et nous aurons plusieurs fois l'occasion de vérifier le fait, — à mesure que les éléments propres du thymus disparaissent, la vascularisation se développe, entraînant avec elle la sclérose. C'est ainsi que, chez nos Lézards, on peut observer certains lobules thymiques complètement envahis par des capillaires tortueux, pourvus de gaines conjonctives très épaisses et laissant entre eux de rares espaces libres occupés par quelques cellules thymiques et des leucocytes granuleux.

La figure III montre cet envahissement vasculaire du centre d'un thymus de *Lacerta agilis* en involution (page 190).

Nous terminerons ici la description déjà longue du thymus de notre deuxième type en en résumant les caractères essentiels :

1° Rareté relative des petites cellules thymiques dont aucune ne présente de phénomène de karyokinèse ;

2° Envahissement assez intense du thymus par les cellules granuleuses ;

3° Existence d'un réticulum *conjonctif* intrathymique ;

4° Vaisseaux abondants à tunique conjonctive très épaisse ;

5° Cellules myo-épithéloïdes abondantes. Ces cellules peuvent provenir des gaines conjonctives périvasculaires, de bourgeons cellulaires issus de ces gaines ou de jeunes cellules conjonctives éparses. Certaines de ces cellules conservent encore des rapports étroits avec les capillaires, ou avec des cellules du réticulum conjonctif dont elles partagent les réactions microchimiques. Beaucoup de ces cellules sont en dégénérescence. C'est aux dépens des cellules myo-épithéloïdes que se forment les kystes ciliés intracellulaires.

L'analyse histologique des thymus d'un Chélonien de printemps (Tortue grecque), et d'un Saurien d'automne (*Lacerta viridis*), nous a permis de décrire presque toutes les formes cellulaires susceptibles d'être rencontrées dans cet organe, et nous a fait toucher du doigt les principaux problèmes que cette analyse soulève.

Pour fixer plus parfaitement les idées, et permettre dans la suite une description plus succincte, nous croyons utile de prendre un troisième type de thymus parmi les Ophidiens. Nous aurons ainsi la forme moyenne de structures organiques dont les deux premiers types représentaient les états extrêmes.

III. Thymus de Coronella lævis adulte capturée en été.

Le thymus de cet animal se rapproche de notre premier type (Tortue grecque), par l'abondance extrême des petites cellules thymiques, la rareté des cellules conjonctives ; il en diffère toutefois par l'involution vasculaire plus avancée et s'opérant suivant un mécanisme assez spécial.

Nous décrirons successivement l'état des petites cellules thymiques, des cellules conjonctives, des cellules granuleuses, des cellules myo-épithéloïdes et des capillaires.

Les petites cellules thymiques. — Chez cet exemplaire de Coronella les thymus ne sont pas divisés en lobules. Ce sont de petits organes pairs et symétriques ayant à peu près le volume d'un grain de maïs.

Les petites cellules thymiques, en nombre extraordinairement élevé, se répandent presque uniformément dans la glande thymique. Cette disposition ne permet pas de distinguer nettement une zone corticale d'une zone médullaire. A la périphérie de l'organe les cellules paraissent cependant plus tassées les unes contre les autres. A ce niveau, les mitoses sont très abondantes, orientées dans tous les sens, les chromosomes sont petits et très serrés les uns contre les autres ; les fuseaux sont nets et pourvus à leurs extrémités d'un centriole bien colorable. Dans les régions périphériques de l'organe, on trouve également en assez grand nombre, de petits granules arrondis, très colorables par les colorants basiques, souvent groupés par 2 ou 3 et généralement situés au centre d'une petite vacuole claire. Ces formations, analogues aux « tingible körper »,

signalés par beaucoup d'auteurs dans le thymus et d'autres organes, proviennent vraisemblablement de noyaux pycnotiques de petites cellules dégénérées ; il est intéressant de constater que c'est au niveau des zones de prolifération très intense, que se produisent ces phénomènes de régression. Cette dégénérescence de petites cellules thymiques est discrète chez cet exemplaire de Coronella, nous la verrons devenir très intense chez d'autres Reptiles.

Les noyaux des petites cellules thymiques de Coronella présentent les mêmes caractères que chez tous les Reptiles (voir fig. I et 1). Dans le cas présent, ils sont toutefois remarquablement riches en basichromatine.

Le nombre des petites cellules thymiques donne une telle densité au tissu de cet organe qu'il est totalement impossible, sur les coupes, de préciser les rapports qui existent entre ces cellules. Simplement juxtaposées en certains endroits, elles paraissent former ailleurs un véritable syncitium. Il est tout à fait impossible d'observer l'existence d'un réticulum fondamental, correspondant au réticulum épithélial du thymus embryonnaire.

Les cellules conjonctives. — Les cellules conjonctives sont très rares dans ce thymus. On en trouve par-ci, par-là, quelques-unes, éparses, ayant donné naissance à quelques fibrilles conjonctives très discrètes. Ces cellules se reconnaissent toujours facilement aux caractères de leur noyau, caractères que nous avons décrits plus haut et représentés par la *figure I;* les cellules conjonctives se trouvent en beaucoup plus grand nombre autour des capillaires intrathymiques et y affectent des dispositions assez particulières dont nous reparlerons plus loin.

Les cellules granuleuses sont presque totalement absentes chez cet exemplaire des Coronella et chez la plupart des Coronella que nous avons étudiées. On n'en trouve que quelques-unes dans les gaines périvasculaires. Elles sont en général remplies de granulations basophiles.

Les cellules myo-épithéloïdes. — Elles sont un peu moins nombreuses que dans le thymus de Tortue qui nous a servi de premier type, et incomparablement moins abondantes que dans le thymus de *Lacerta viridis* étudié comme deuxième type.

Les cellules à striation transversale sont très rares ; à peine avons-nous pu en trouver cinq ou six chez cet animal. Elles appartenaient à la forme de cellules rhabdomyoïdes fusiformes sans raie Z.

La plupart des grandes cellules de cet exemplaire de *Coronella* sont des épithéloïdes fusiformes ou globuleuses ; ces dernières, très souvent striées concentriquement, sont en général très sombres et présentent des phénomènes de dégénérescence nucléaire.

Dans ce thymus on peut trouver très fréquemment, particulièrement au niveau d'anciens vaisseaux atrophiés ou en voie d'involution, des amas de très petites cellules épithéloïdes, reconnaissables à leur noyau et à leur protoplasme coloré en vert par la safranine et le vert lumière, et paraissant profondément dégénérés. Leurs noyaux, souvent déformés, se colorent mal ; le cytoplasme, très sombre, se colore en vert sale par le vert lumière tandis que ses contours, très irréguliers, paraissent déchiquetés. Souvent, il ne reste de pareils amas de cellules épithéloïdes, que quelques débris informes, à peine reconnaissables, mêlés aux petites cellules thymiques. Il semble qu'il s'agisse là de jeunes cellules épithéloïdes frappées prématurément de dégénérescence et ne pouvant par conséquent évoluer en cellules épithéloïdes, myoïdes, ou myo-épithéloïdes typiques. Cette cytolyse rapide de cellule myo-épithéloïde est toujours accompagnée d'une grande activité des cellules thymiques qui sont à ce moment très nombreuses et en voie active de karyokinèse.

Si nous rapprochons ce fait de la constatation faite précédemment chez *Lacerta viridis*, de la grande abondance des cellules myo-épithéloïdes accompagnée de la rareté relative

des petites cellules thymiques, nous voyons se détacher le fait de l'antagonisme existant entre ces deux ordres de cellules. Nous verrons ultérieurement à propos de l'étude de thymus d'animaux très jeunes, que la durée de la persistance des cellules myo-épithéloïdes dans l'organe, paraît être liée à l'âge de l'animal et en conséquence à l'état d'activité des petites cellules thymiques.

Mais ce qui retiendra plus particulièrement notre attention pour le moment, c'est le mode de groupement des cellules myo-épithéloïdes qui nous permettra d'apporter quelques observations nouvelles sur les corps de Hassal, leurs équivalents, leurs dérivés.

Coronella est un des rares Reptiles de notre série, chez lequel les cellules myo-épithéloïdes réalisent assez fréquemment le groupement en « corps de Hassal ».

La figure 2 représente une de ces formations. Ici l'analogie avec les corpuscules concentriques des Mammifères est frappante.

Le dessin ne représentant qu'une coupe transversale, ne permet pas de se rendre un compte exact de la forme du groupement hassallien.

L'étude des coupes sériées démontre que le corps de Hassal n'est pas globuleux, mais est au contraire cylindrique et souvent très allongé. Tantôt, ce cylindre se termine brusquement par une extrémité mousse ; tantôt, après s'être interrompu sur l'épaisseur de quelques coupes, il reprend, pour ne se terminer que plus loin ; tantôt, enfin — et nous avons pu faire l'observation plusieurs fois — on voit le corpuscule de Hassal se creuser d'une cavité centrale de plus en plus nette et se continuer bientôt avec un capillaire, plus ou moins dégénéré, mais dont on peut encore reconnaître les parois et les hématies qu'il contient.

Cette observation nous paraît décisive pour la démonstration du rôle joué par l'involution vasculaire dans la genèse des corpuscules concentriques.

L'examen plus minutieux de la figure 2 nous fortifiera dans cette manière de voir. Nous y constatons :

1° L'identité — cytoplasmique et nucléaire — des cellules du corps de Hassal avec les autres cellules myo-épithéloïdes ;

2° L'existence, au centre du corpuscule de débris hématiques (1);

3° L'existence de fibrilles unissant les cellules les plus périphériques du corpuscule à des cellules épithéloïdes étoilées voisines ;

3° La chromolyse nucléaire et la dégénérescence assez avancée de beaucoup de cellules épithéloïdes du corpuscule.

Le fait de la continuité directe avec un capillaire, celui non moins important de la présence de débris hématiques dans le corpuscule, nous paraissent inconciliables avec la théorie de la formation des corps concentriques aux dépens du réticulum épithélial du thymus.

La formation aux dépens des parois conjonctives périvasculaires, suivant le mécanisme décrit plus haut et représenté *figure* 32, nous paraît évidente.

L'examen de figure telle que notre figure 2 ne permet évidemment plus de préciser le rôle dévolu aux différentes tuniques vasculaires.

Nous avons démontré, à propos de la Tortue, que la gaine conjonctive externe jouait le rôle prépondérant. L'endothélium disparaît assez rapidement. Quant aux phénomènes de phagocytose dont nous aurons à reparler, ils sont surtout dus aux leucocytes emprisonnés dans le capillaire dégénéré.

Il n'est toutefois pas impossible que les cellules épithéloïdes en formation puissent phagocyter ou tout au moins englober certains débris cellulaires. La même figure 2 montre une cellule épithéloïde creuse renfermant des débris hémoglobiniques (hém. dég.).

Certains capillaires peuvent émettre — comme nous l'avons

(1) Sans vouloir aucunement étendre nos conclusions aux Mammifères, nous signalerons que dans un thymus de fœtus humain préparé par M. le professeur Prenant, nous avons pu constater la présence d'hématies ou de débris hématiques au centre de presque tous les corps de Hassal.

décrit chez la Tortue — des bourgeons qui ne se vascularisent jamais et se transforment d'emblée en longues traînées épithéloïdes.

La *figure* 1 nous en montre un exemple. Elle permet de constater qu'à mesure que les cellules s'éloignent de leur point d'origine elles s'éparpillent, deviennent globuleuses, et bientôt se flétrissent.

Encore une fois, la dérivation aux dépens de « reticulumzellen », laisserait tout à fait inexplicable cette disposition en longue traînée partant de la paroi d'un vaisseau.

L'involution vasculaire s'accompagne-t-elle *toujours*, dans le thymus, de la formation de cellules myo-épithéloïdes ou de corps de Hassal ?

L'étude des

Capillaires du thymus de coronella lœvis

nous élucidera la question.

La vascularisation de ce thymus est assez discrète, et rapproche à ce point de vue cette Couleuvre de notre premier type, la Tortue grecque.

Nous pouvons également ici distinguer deux espèces de capillaires ; les uns, très simples, sont formés d'un endothélium tapissé sur sa face externe de quelques cellules conjonctives. Les autres, présentent la même structure mais sont pourvus d'une seconde gaine conjonctive entourant à une certaine distance la gaine conjonctive périendothéliale. Cette disposition, que nous avons déjà signalée, paraît constante chez les Reptiles. On ne saurait mieux la comparer qu'à celle qui se trouve réalisée dans les centres nerveux, où les capillaires sont entourés également d'une double gaine conjonctive délimitant un espace lymphatique.

Dans le thymus que nous étudions, beaucoup de capillaires sont en régression. Ils commencent par s'obstruer et s'étrangler de place en place, puis la dégénérescence se poursuit suivant des modalités assez diverses.

Ou bien l'endothélium se flétrit et disparaît, les hématies dégénèrent et sont phagocytées par des leucocytes, les gaines conjonctives reviennent sur elles-mêmes constituant un cordon fibreux qui ne tarde pas à se désorganiser et à disparaître.

Ou bien au contraire les cellules conjonctives périvasculaires se dédifférencient, prennent l'aspect épithéloïde et concourrent à former les structures hassalliennes que nous avons décrites plus haut.

Enfin il n'est pas rare d'observer un début d'évolution des cellules conjonctives vers la forme épithéloïde, évolution bientôt arrêtée par l'atrophie et la cytolyse de ces cellules. Ainsi se forment les amas de petites cellules épithéloïdes très altérées que nous avons signalés antérieurement.

Nous voyons donc que l'atrophie des capillaires thymiques ne donnent pas nécessairement et fatalement naissance à des cellules hassalliennes. Ceci explique le désaccord qui n'a cessé de régner jusqu'à présent sur l'origine vasculaire ou réticulaire des cellules hassalliennes, et la nécessité, aux yeux de certains auteurs (Monguidi) de distinguer de *vrais* et de *faux* corpuscules de Hassal.

Nous avons assisté chez la Tortue, le Lézard et finalement la Couleuvre lisse, aux transformations extraordinaires que présentent certaines cellules conjonctives immigrées dans le thymus. Ces aspects si différents, se comprennent et s'expliquent mieux que s'il s'agissait de jeunes cellules épithéliales endodermiques.

Il importe de remarquer, en effet, que toutes les formes par lesquelles passent les cellules myo-épithéloïdes sont caractéristiques de certaines cellules mésoblastiques : telles, la cellule conjonctive, le fibroblaste, la cellule striée-leiomyoïde ou rhabdomyoïde, la cellule épithéloïde ou la cellule géante qui se retrouvent dans les sarcomes, tumeurs du mésoderme.

Nous venons de prononcer le mot de sarcome : l'analogie qui existe entre cette variété de tumeur et les productions myo-épithéloïdes est frappante. Elle avait déjà attiré l'attention de

Weissenberg qui rapprocha les cellules myoïdes de cellules analogues que l'on peut trouver dans les rhabdomyosarcomes d'organes, tels que le rein, dépourvus normalement de toute musculature striée.

On sait l'importance que l'on attache aux modifications de l'adventice vasculaire dans le développement des tumeurs conjonctives. Nous pourrons trouver dans cette étude la reproduction exacte des phénomènes décrits à propos du thymus.

Des arguments aussi importants peuvent nous être fournis par les recherches récentes de Stoerk (1906) et de Schumacher (1907), sur la glandule coccygienne.

Il n'entre pas dans le cadre de ce travail de refaire l'histoire du développement des Sarcomes. Nous ne dirons quelques mots que d'un travail récent de Dominici et Faure-Beaulieu (1909) sur le développement et l'involution d'un sarcome, travail dans lequel les auteurs signalent des observations d'une grande importance pour la compréhension des faits relatifs au développement et à l'évolution des cellules myo-épithéloïdes du thymus.

Ces auteurs ont observé une tumeur sarcomateuse de la gencive et étudié de près les processus histologiques de la régression de la tumeur sous l'influence des rayons ultra-pénétrants du radium.

Il s'agissait d'un sarcome du tissu conjonctif sous-épithélial, constitué par de petites cellules épithéloïdes, des plaques plasmodiales et des cellules étoilées anastomosées par leurs prolongements.

Pendant la période de développement du sarcome, les auteurs purent assister à la métaplasie sarcomateuse des cellules fixes du tissu conjonctif et des cellules de l'adventice des capillaires.

Les premières paraissent résorber les fibrilles conjonctives et élastiques, puis prendre l'allure de cellules sarcomateuses. Les secondes, subissant des modifications analogues, amenaient la formation de capillaires uniquement endothéliaux plongés en plein tissu sarcomateux.

Au cours du traitement radium-thérapique, Dominici et Faure-Beaulieu ont prélevé des fragments de la tumeur et ont pu observer la transformation des cellules sarcomateuses en cellules conjonctives. Il ne s'agit pas ici d'une sorte de cicatrisation, le tissu conjonctif voisin, entourant, pénétrant, puis étouffant la tumeur, mais bien de la transformation des cellules sarcomateuses en cellules allongées différenciant bientôt des fibrilles à collagène, de la transformation du sarcome en fibrome.

Le fait est intéressant en ce qu'il constitue une observation directe des transformations de l'élément conjonctif, en cellule épithéloïde d'abord, puis, à nouveau, en fibroblaste.

Des modifications très analogues ont été signalées récemment dans la thèse de M. Nathan (1908), qui a pu observer la transformation des cellules de Kùppfer, du foie, en macrophages, en cellules géantes, en tissu réticulé ou en tissu conjonctif vrai.

Enfin, dans la glandule coccygienne, on peut également observer la transformation des cellules de l'adventice vasculaire en cellules épithéloïdes.

C'est ainsi que Stoerk (1906) pense que l'origine la plus probable des cellules de la glande coccygienne doit être cherchée dans les transformations des éléments de la tunique moyenne de l'artère sacrée moyenne et de ses ramuscules. L'auteur voit une forte présomption en faveur de cette opinion dans ce fait que les cellules de la glande sont généralement environnées de fibrilles conjonctives ou élastiques.

Et Schumacher, en 1907, affirme que chez l'homme les cellules épithéloïdes proviennent de la paroi des artères qui vont former les anastomoses artérioso-veineuses du Glomus coccygeus : « Verfolgt man die eintretende Arterie, dit-il, so « sieht man das ihre muscularis sich, nach dem Eintritt in « das Glomus der Weise Verandert, dass die Muskelzellen « allmählich der Character der Epitheloïdenzellen annehmen ; « sie werden kürzer dabei dicker, die Kerne werde immer

« mehr ùnd mehr kügelig aùfgebläht, bis schliesslich der « Typus der Epitheloidenzellen erreicht is. »

Ces exemples précisent les faits observés par nous à propos des cellules myo-épithéloïdes du thymus ; ils démontrent, en tout cas, le métamorphisme considérable des éléments conjonctifs, et particulièrement des jeunes cellules périvasculaires.

L'étude de nos trois types de Reptiles nous a fait aborder une série de questions, les unes d'ordre purement descriptif, les autres d'ordre théorique.

Les premières nous ont permis de contribuer à combler la lacune due à l'absence de travail important sur la morphologie du thymus des Reptiles. Trois espèces sont toutefois insuffisantes pour donner une idée exacte des structures de cet organe. Les variétés d'aspect, de structure, de groupement, de nombre, des cellules sont nombreuses et les différences souvent profondes d'une espèce à l'autre. Les notions préliminaires que nous avons acquises par l'étude de *Testudo*, de *Lacerta* et de *Coronella* nous faciliteront singulièrement la description et la compréhension de la structure du thymus des autres Reptiles, et nous permettront d'être bref en n'insistant que sur les différences essentielles. Les secondes nous ont conduit à une conception nouvelle de la valeur morphologique des corps de Hassal et des cellules myo-épithéloïdes ; nous avons montré l'identité de toutes ces formations et leur origine commune aux dépens de cellules conjonctives éparses dans le thymus, appartenant aux tuniques périvasculaires ou issues de ces tuniques.

Si nous rapprochons de ce fait la démonstration de l'origine extrathymique des cellules granuleuses, nous sommes amenés à cette conclusion que, seules, les petites cellules thymiques représentent les éléments propres, spécifiques de cet organe et que tous les éléments différents que l'on peut y rencontrer sont des éléments exogènes.

Les arguments que nous avons apportés jusqu'à présent, constituent de fortes présomptions, sinon des preuves, en faveur

de cette manière de voir. L'étude succincte des thymus d'un grand nombre de Reptiles, nous fera découvrir de nouveaux arguments, au cours de l'histogenèse, des modifications saisonnières ou de l'involution du parenchyme thymique.

Nous résumons dans le tableau suivant les caractéristiques essentielles des Reptiles les plus typiques de notre série. Nous reprendrons ensuite les faits méritant de retenir plus particulièrement notre attention au point de vue morphologique (cellules granuleuses, cellules myo-épithéloïdes, formations kystiques, etc.) au point de vue de l'histogenèse (apparition des premières cellules myo-épithéloïdes) et au point de vue de la fonction et de l'involution (variations saisonnières, phénomènes histologiques de l'involution).

IV. — Tableau résumant la Structure du Thymus de quelques Reptiles.

ESPÈCE	PETITES CELLULES	CELLULES MYO-ÉPITHÉLOÏDES	CELLULES GRANULEUSES	VAISSEAUX ET TISSU CONJONCTIF
1) *Tropidonotus natrix nouveau-né*	Très abondantes. Par-ci par-là quelques noyaux en pycnose.	Aucune.	Aucune.	Ni vaisseaux, ni tissu conjonctif.
2) *Tropidonotus natrix de* 21 *jours.*	Très abondantes. Elles ne sont pas encore franchement lymphoïdes mais rappellent encore les cellules du bourgeon épithélial. Il en est de même pour le n° 1.	Aucune.	Aucune.	Ni vaisseaux, ni tissu conjonctif.
3) *Tropidonotus natrix de* 2 *mois.*	Très abondantes. Mitoses très nombreuses. Aspect franchement lymphoïde.	Aucune.	Aucune.	Pas de tissu conjonctif. Capillaire en voie de formation. Cellules vasoformatives.

ESPÈCE	PETITES CELLULES	CELLULES MYO-ÉPITHÉLOÏDES	CELLULES GRANULEUSES	VAISSEAUX ET TISSU CONJONCTIF
4) *Tropidonotus natrix adulte.* (été)	Assez nombreuses. Pas de mitoses.	Cellules myo-épithéloïdes anciennes assez nombreuses.	Basophiles, acidophiles et mixtes très abondantes, disséminées dans tout le thymus.	Beaucoup de vaisseaux intra et surtout périthymiques. Les premiers sont souvent entourés d'une zone scléreuse.
5) *Tropidonotus natrix âgée.* (été)	Assez nombreuses. Pas de mitoses.	Anciennes, toutes sombres et de forme sphérique.	Assez nombreuses.	Sclérose intersticielle et surtout périvasculaire très intense (voir plus loin).
6) *Tropidonotus natrix maintenue en captivité.*	Assez rares. Plus de mitoses.	Très abondantes, quelques myoïdes. Beaucoup d'anciennes.	Beaucoup de cellules basophiles.	Vaisseaux très nombreux. Sclérose assez marquée.
7) *Callopeltis adulte.*	Assez abondantes. Très peu de mitoses.	Peu de myoïdes Beaucoup d'épithéloïdes.	Peu abondantes.	Tissu conjonctif très abondant au centre où il circonscrit une zone nécrotique; sclérose périvasculaire et intersticielle.
8) *Coronella adulte.* (printemps)	Très abondantes, beaucoup de mitoses quelques rares cellules à noyaux pycnotiques.	Très peu de myoïdes. Epithéloïdes très abondantes souvent disposées en corps de Hassal ou en traînés.	Très rares.	Capillaires moyennement nombreux. Beaucoup en régression.
9) *Trogonophys.*	Très nombreuses. Quelques pycnoses.	Très rares Quelques-unes très dégénérées. Plusieurs grandes cellules géantes.	Aucune.	Vaisseaux très rares. Réticulum conjonctif très discret.

ESPÈCE	PETITES CELLULES	CELLULES MYO-ÉPITHÉLOÏDES	CELLULES GRANULEUSES	VAISSEAUX ET TISSU CONJONCTIF
10) *Anguis fragilis nouveau-né.*	Très abondantes. Quelques mitoses. Assez nombreux espaces clairs renfermant des noyaux en pycnose.	Presque aucune Celles que l'on peut rencontrer sont très dégénérées.	Aucune.	Guère de vaisseaux. Quelques cellules vasoformatives. Pas de tissu conjonctif fibrillaire.
11) *Anguis fragilis de* 15 *jours.*	Comme 10.	Très rares.	Aucune.	Quelques capillaires.
12) *Anguis fragilis de* 4 *mois environ.*	Très nombreuses, réparties uniformément Beaucoup de mitoses.	Rares à l'état isolé et alors en dégénérescence. Forment assez souvent les parois de cavités kystiques (voir plus loin).	Aucune.	Très peu de vaisseaux. Dans le tissu traînées de cellules rappelant des cellules vasoformatives ou de jeunes fibroblastes.
13) *Gongyle jeune.*	Très abondantes. Assez nombreuses mitoses. Guère de noyaux en pycnose.	Très dégénérées Histolyse très avancée. Ces cellules sont souvent groupées en syncitium. Assez nombreuses cavités sphériques intracellulaires.	Aucune.	Très peu de vaisseaux. Pas de tissu conjonctif.
14) *Gongyle adulte.*	Assez abondantes. Beaucoup en mitoses.	Pas très abondantes. Kystes intracellulaires assez abondants.	Quelques unes	Vaisseaux assez nombreux. Légère sclérose de la région médullaire. Dans la zone corticale quelques fibrilles conjonctives.
15) *Gongyle adulte.*	Assez nombreuses à la périphérie, rares au centre. Pas de mitoses.	Souvent syncitiales.	Rares.	Sclérose avancée de tout le centre de l'organe.

ESPÈCE	PETITES CELLULES	CELLULES MYO-ÉPITHÉLOÏDES	CELLULES GRANULEUSES	VAISSEAUX ET TISSU CONJONCTIF
16) *Hemidactylus turcicus adulte.*	Très abondantes. Nombreuses mitoses.	Cellules globuleuses à striation concentrique, très abondantes. *Phénomènes de phagocytose.*	Aucune.	Vaisseaux et tissu conjonctif rares.
17) *Tarentola mauritanica adulte.*	Pas très nombreuses.	Assez nombreuses, surtout les cellules rondes sans striation. Pas de myoïdes	Cellules à granulations jaunâtres non chromophiles (voir plus loin). Quelques eosinophiles.	Peu de tissu conjonctif diffus. Gaines conjonctives doubles très épaisses autour des capillaires.
18) *Lacerta agilis nouveau-né.*	Très nombreuses, réparties uniformément.	Aucune.	Aucune.	Longues traînées ramifiées de cellules allongées, vasoformatives, se poursuivant jusqu'à la périphérie du thymus,
19) *Lacerta agilis adulte en captivité.*	Peu nombreuses surtout au centre.	Anciennes. Nombreuses, surtout des myoïdes. Elles sont situées dans la zone moyenne. Voir fig. III.	Pas très nombreuses.	Vaisseaux périthymiques très abondants. Au centre du thymus vaisseaux tortueux très abondants, entourés de tissu conjonctifs fibreux très abondant.
20) *Lacerta viridis adulte* (Septembre)	Peu nombreuses, pas de mitoses.	Abondantes sous toutes leurs formes. Beaucoup sont creusées de kystes intracellulaires.	Abondantes.	Abondant partout.
21) *Lacerta muralis adulte.*	Très nombreuses.	Rares.	Aucune.	Assez bien de gros vaisseaux au centre de l'organe.

ESPÈCE	PETITES CELLULES	CELLULES MYO-ÉPITHÉLOÏDES	CELLULES GRANULEUSES	VAISSEAUX ET TISSU CONJONCTIF
22) *Testudo graeca adulte* (mai)	Très abondantes. Nombreuses mitoses.	Aucune myoïde. Assez bien de jeunes épithéloïdes groupées en traînées.	Moyennement abondantes.	Peu de vaisseaux normaux. Beaucoup en voie de transformation épithéloïde.
23) *Testudo graeca adulte* (été)	Abondantes. Pas de mitoses.	Très abondantes sous toutes leurs formes. Souvent disposées en longues traînées ramifiées.	Pas très nombreuses.	Peu de vaisseaux. Guère de tissu conjonctif intrathymique.
24) *Testudo graeca adulte* (Avril)	Assez abondantes, encore peu de mitoses.	Nombreuses formes jeunes.	Quelques acidophiles et basophiles.	Légère sclérose diffuse.
25) *Testudo graeca.* (fin de l'été)	Moins nombreuses que chez les précédentes. Dans certains lobules les cellules paraissent tuméfiées (voir plus loin).	Cellules anciennes assez abondantes.	Rares.	Sclérose diffuse.
26) *Emys europaea adulte*	Thymus très volumineux. Très nombreuses petites cellules.	Nombreuses. Souvent disposées en corpuscules de Hassal. Beaucoup sont dégénérées.	Guère.	Capillaires ordinaires de nombre et d'aspect normaux. Capillaires à double paroi très rares
27) *Vipera aspis adulte sur le point de mettre bas.*	Thymus très volumineux. Très nombreuses petites cellules réparties uniformément Peu de mitoses. Quelques pycnoses.	Assez abondantes. Leur disposition rappelle souvent la forme des capillaires. Nombreuses myoïdes.	Abondantes à périphérie du thymus, le long des travées conjonctives et autour des vaisseaux.	Vaisseaux assez abondants au centre; à la périphérie quelques capillaires à double gaine conjonctive. Beaucoup de ces derniers sont en régression.

ESPÈCES	PETITES CELLULES	CELLULES MYO-ÉPITHÉLOÏDES	CELLULES GRANULEUSES	VAISSEAUX ET TISSU CONJONCTIF
28) *Vipera aspis adulte.*	Rares. Pas de mitoses.	Assez abondantes. Grandes cavités tapissées par un épithélium cylindrique irrégulier.	Rares.	Vaisseaux assez nombreux. Tout le centre de ce thymus est complètement nécrosé.

V. Particularités de certains de ces Thymus au point de vue :

a) Des petites cellules thymiques. — Nous n'aurons que peu de choses à dire des petites cellules thymiques qui, chez tous les Reptiles que nous avons examinés, se présentent avec les mêmes caractères cytologiques. Leurs variations de nombre ont été signalées dans le tableau ci-dessus. Leur répartition obéit toujours à la même loi : lors des périodes de division très active des petites cellules thymiques, celles-ci se répartissent uniformément dans tout le lobule ; lors des périodes de repos, les petites cellules plus nombreuses à la périphérie des lobules permettent de distinguer plus ou moins nettement une zone médullaire et une zone corticale.

Nous attirerons l'attention sur les quelques observations suivantes.

1) Nous avons signalé plus haut l'existence, dans les zones périphériques des lobules, de petits groupes de noyaux en pycnose situés au sein d'une vacuole claire. Ces formations peuvent être extraordinairement nombreuses et surtout, semble-t-il, lorsque les petites cellules thymiques se divisent très activement, chez des animaux jeunes (par exemple, n° 10, Orvet nouveau-né). Ces noyaux pycnotiques deviennent probablement la proie de phagocytes : on les retrouve parfois au sein de cellules granuleuses, de cellules géantes ou parfois même de cellules épithéloïdes.

2) En règle générale, les petites cellules thymiques se modi-

fient peu. Il peut toutefois arriver, chez les Chéloniens notamment, que toutes les petites cellules d'un lobule augmentent de volume; le protoplasme devient bien visible, le noyau plus turgescent ; les cellules, se moulant les unes contre les autres, prennent des formes polyédriques. Les cellules thymiques présentent alors une certaine analogie avec les cellules des glandules thymiques. La signification précise de cette structure — d'ailleurs inconstante — nous échappe complètement. Peut-être doit-elle être rapportée à une activité sécrétoire particulière des cellules propres du thymus (n° 25).

3) Nous avons pu trouver au sein du thymus d'un exemplaire de Callopeltis, un petit amas de cellules épithéliales, fort différentes des cellules épithéloïdes, mais identiques aux cellules de la glandule thymique. Cette disposition doit vraisemblablement être considérée comme une inclusion de cellules de l'ébauche glandulaire, dans les ébauches thymiques.

4) Chez un exemplaire de *Tarentola Mauritanica* (n° 17), se trouvaient des cellules très spéciales que nous n'avons pu rapporter avec certitude ni aux petites cellules thymiques, ni aux leucocytes granuleux. Le noyau de ces cellules rappelait le noyau des petites cellules thymiques, tout en étant un peu moins riche en basichromatine. Le cytoplasme, assez volumineux, paraissait bourré de granulations troubles jaunâtres, ne se colorant ni par l'acide osmique, ni par le fer de Heidenhain, ni par aucun colorant basique ou acide.

Ces cellules, très rarement isolées, se présentaient en amas irréguliers, nettement limités du reste du thymus. Ces amas, plus abondants dans la zone médullaire, existaient aussi dans les zones périphériques ; beaucoup étaient emprisonnés entre les doubles gaines conjonctives périvasculaires très épaisses chez cet exemplaire.

Nous n'avons jamais fait d'observation analogue chez d'autres Reptiles ; toutefois, chez les Ophidiens notamment, on peut trouver, éparses au milieu des petites cellules thymiques quelques cellules remplies de granulations jaunâtres non colorables.

Les altérations nucléaires, fréquentes dans ces cellules, doivent faire penser à des phénomènes régressifs. Nous ne saurions, à l'heure actuelle, nous prononcer sur la nature de ces éléments d'ailleurs très inconstants.

b) Des cellules granuleuses et des leucocytes. — Ces cellules se présentent aussi avec les mêmes caractères chez tous les Reptiles étudiés par nous. Dans la grande majorité des cas, ce sont les formes acidophiles qui prédominent. C'est notamment le cas pour les Chéloniens, Tropidonotus natrix, Callopeltis, etc. Chez certains Gongyles, le nombre de basophiles peut devenir considérable. Le tableau de la page 167 permet de constater que les cellules granuleuses font presque totalement défaut dans les thymus jeunes (voir 1, 2, 3, 11, 12, 13, 18). Chez l'adulte, et pour des causes qui nous échappent, le thymus peut, à de certains moments, paraissant indépendant de la saison ou du degré d'involution de l'organe, être véritablement assiégé par une nuée de leucocytes granuleux. C'est notamment le cas pour le thymus de *Tropidonotus natrix*, représenté *figure* 4. Le thymus de cet animal était entouré d'une couche de cellules acidophiles envahissant le thymus, soit directement à travers la capsule conjonctive, soit en suivant les gaines périvasculaires qui en étaient bourrées.

Parmi les leucocytes granuleux ou non, qui pénètrent dans le thymus, certains ne sont-ils pas destinés à jouer activement leur rôle de phagocyte ?

On connaît l'importance de la question, notamment depuis les travaux de Nusbaum et de son école qui attribuent à la phagocytose des hématies, le rôle que l'on sait dans la formation des corps de Hassal.

Nous n'avons jamais pu observer cette phagocytose prépondérante au niveau des cicatrices vasculaires. Nous relaterons cependant deux faits qui démontrent nettement l'existence de phénomènes de phagocytose au sein du thymus.

Au premier fait se rapportent les *figures* 24, 25 ; elles mon-

trent deux formations kystiques du thymus de l'Orvet jeune. A l'intérieur de ces kystes se trouvent d'assez grandes cellules, les unes mononucléées, les autres contenant plusieurs noyaux. Parmi ces cellules certaines sont bourrées de grosses granulations brunâtres, irrégulières provenant de déchets, vraisemblablement hématiques, englobés par phagocytose (1).

Au second fait se rapporte la figure 27. Elle montre une grande cellule géante renfermant plusieurs enclaves. Elle a complètement englobé une cellule épithéloïde et s'apprête à en entourer une seconde.

La constatation de ces phénomènes de phagocytose, très intenses chez cet Hémidactyle, est des plus intéressantes ; elle montre tout d'abord que les complexes cellulaires qui peuvent résulter de ces processus n'ont que de très lointaines analogies avec les formations hassalliennes ; elle nous explique de plus comment peut se faire la résorption de tous les débris cellulaires provenant de la régression des vaisseaux, de la dégénérescence des cellules granuleuses et des petites cellules thymiques, débris qui, à la longue, entraveraient l'activité du thymus. A cette question se rattache celle non moins intéressante de la régression des cellules myoïdes.

On sait comment les avis se partagèrent l'explication de la régression des muscles striés de la queue des Têtards d'anoures. Pour les uns le sarcoplasme pouvait devenir l'agent actif et résorber la substance fibrillaire striée ; pour d'autres, la cellule musculaire devenait tout entière la proie de phagocytes mobiles. (voir Anglas, 1899, 1900 ; Bataillon, 1890, 1891, 1892 ; Durante, 1902 ; Eberth, 1894 ; Guieysse, 1904 ; 1905 ; Metschnikoff, 1892, 1899 ; Mercier, 1905 ; Duesberg, 1905).

Jamais nous n'avons pu assister à la résorption des myofibrilles par le sarcoplasme. L'observation que nous venons de relater démontre au contraire la possibilité de la phagocytose.

(1) Des cellules analogues peuvent se trouver isolées au milieu des cellules thymiques.

c) Des cellules myo-épithéloïdes. — La description détaillée des thymus de Tortue grecque, de Lézard vert et de Couleuvre suffirait à donner une idée des formes et des aspects les plus fréquents sous lesquels se présentent les cellules myo-épithéloïdes des Reptiles. Reprendre cet exposé pour chaque espèce serait fastidieux et inutile. Toutefois certains Reptiles présentent à ce point de vue des dispositions qui leur sont propres et peuvent nous éclairer sur la signification de ces cellules.

Les cellules myo-épithéloïdes de *Callopeltis Æsculapii* (n° 7). — Les cellules myo-épithéloïdes sont très abondantes chez cet exemplaire et offrent des dispositions intéressantes dont quelques-unes ont été représentées figures 5 à 16. Beaucoup de cellules myo-épithéloïdes présentent ici un mode de dégénérescence assez rare chez les Reptiles, la dégénérescence graisseuse. La graisse apparaît tout d'abord sous forme de très fins granules fixant l'acide osmique. Ces granules augmentent de volume, se fusionnent les uns aux autres jusqu'à constituer d'assez gros globules graisseux dont la cellule se remplit. Cette dégénérescence frappe aussi bien les cellules épithéloïdes que les cellules striées comme le démontrent les *figures* 5, 6, 8, 10, 14.

Ces figures permettront de constater la taille considérable que peuvent prendre les cellules épithéloïdes (*fig.* 14), l'existence de nombreuses cellules myoïdes polynucléées, les proportions considérables que ces cellules peuvent acquérir (*fig.* 5) et les très intéressantes formes de transition unissant les formes épithéloïdes typiques aux formes myoïdes (fig. 5, 7, 8, 9, 10).

Nous attirerons enfin l'attention sur les cellules myo-épithéloïdes sphériques de ce thymus.

Les figures 11 et 12 montrent deux cellules sphériques mononucléées dont le protoplasme, beaucoup plus condensé au centre se raréfie dans les zones périphériques. A ce point de vue, les cellules rappellent fort exactement les cellules de Hassal représentées par Ver Eecke. Cet auteur attribuait cette structure

protoplasmique à une véritable fonte du cytoplasme périphérique se désagrégeant et donnant ainsi naissance à des produits de sécrétions à la façon des glandes holocrines. Chez les Reptiles, nous n'avons jamais observé de structure qui pût faire supposer l'existence d'une véritable *sécrétion* dans ces cellules. Cette disposition du cytoplasme en une zone centrale foncée et une zone périphérique claire, est fréquente. Elle paraît souvent due à l'abondance plus grande autour du noyau des fibrilles qui emplissent ces cellules. Ces deux figures montrent en effet que ces cellules ont différencié dans leur cytoplasme de très nombreux éléments fibrillaires, disposés en tourbillon. Ces fibrilles sont homogènes dans la cellule de la figure 12 ; elles sont au contraire constituées de disques alternativement mono et biréfringents dans la cellule de la figure 11 qui prend ainsi la valeur d'une cellule myoïde. L'existence de myo-fibrilles permet difficilement de supposer que cette cellule oriente en même temps son activité vers un acte sécrétoire.

Ces cellules sphériques représentent-elles des formes primitives comme le soutient Hammar (1908) dans son dernier travail sur le thymus des Téléostéens, ou bien des formes d'involution comme nous le croyons.

L'examen de la figure 11 nous confirme dans notre manière de voir. La disposition des disques biréfringents dénote des modifications profondes dans l'architecture de la cellule.

Dans une cellule myoïde jeune ou une vraie cellule musculaire, les disques sombres se juxtaposent toujours de façon à former la grande striation transversale régulière que l'on connaît. Lorsque une cellule myoïde passe de la forme allongée à la forme sphérique, les myofibrilles se rétractent, se déplacent inégalement, les fibrilles centrales se condensant plus que les périphériques ; il en résulte une sorte de dislocation de la striation nettement visible dans la figure 11 et la figure 19, par exemple.

La figure 12 montre encore un détail intéressant. La périphérie de cette cellule est entourée d'un fin liseré de substance

collagène envoyant de droite et de gauche quelques fins prolongements. Nous avons montré plus haut les liens d'étroite parenté qui unissent les cellules myo-épithéloïdes aux cellules conjonctives. La figure 12 et surtout la figure 16 viennent apporter de nouveaux arguments à cette affirmation.

Enfin, chez Callopeltis, comme chez la plupart des Reptiles, se rencontrent des cellules épithéloïdes très sombres, fixant fortement les colorants ; ce sont des formes de dégénérescence comme le prouve l'état de chromolyse ou de pycnose des noyaux de ces cellules (fig. 15).

Les cellules myo-épithéloïdes d'Hémidactylus turcicus (n° 16). — Chez cet animal, les cellules myo-épithéloïdes, extrêmement nombreuses, appartiennent presque toutes au type sphérique à striation concentrique simple réalisant ainsi les « corps de Hassal » décrits par Ver Eecke chez les Anoures.

La striation fibrillaire peut atteindre une netteté exceptionnelle chez Hémidactyle. La figure 26 montre la disposition et le trajet de fibrilles épaisses et tortueuses dans la cellule.

Beaucoup de ces cellules sont plurinucléées. Parmi ces noyaux, certains peuvent être pycnotiques (fig. 29). Notre façon de comprendre la formation des cellules hassaliennes explique fort bien la genèse de ces cellules tantôt mono, tantôt plurinucléées.

Nées de cellules conjonctives anastomosées, les épithéloïdes ou les myoïdes sont mononucléées si elles proviennent d'une seule cellule conjonctive, plurinucléées au contraire si elles résultent de la condensation et de la fusion de plusieurs cellules conjonctives. Nous pourrons assister plus loin, en étudiant le thymus des Vipères, à la formation des myoïdes aux dépens des cellules conjonctives et à la fragmentation plus ou moins complète du réseau primitivement formé par celles-ci. Le thymus de cet Hémidactyle nous a enfin permis de constater la présence de quelques kystes intracellulaires comparables à ceux décrits chez *Lacerta viridis*.

Les cellules myo-épithéloïdes de Vipera Aspis (n° 27). —

Deux dispositions respectivement représentées par la figure 42 et les figures 44 et 45 attireront notre attention.

La figure 42 montre les rapports étroits s'établissant entre une cellule étoilée conjonctive et plusieurs cellules épithéloïdes emboîtées les unes dans les autres et formant un groupe hassallien.

Les figures 44 et 45 représentent des dispositions en réseau de cellules striées.

Dans la figure 45, les cellules myoïdes, assez régulièrement striées s'anastomosent par leurs extrémités, formant un cercle presque complet autour d'un capillaire en voie d'atrophie. Certaines de ces cellules myoïdes s'anastomosent directement avec de petites cellules conjonctives (*c. cj.*).

Dans la figure 44, les cellules myoïdes, disposées en groupe, s'anastomosent en réseau rappelant un peu le tissu myocardique. Des dispositions analogues viennent d'être signalées par Hammar dans son dernier travail sur les Téléostéens.

Ces dispositions présentent un certain intérêt théorique. Deux évolutions sont possibles. Dans l'une, les cellules myoïdes se différencient aux dépens de cellules primitivement anastomosées, pouvant ultérieurement se séparer ; dans l'autre, il s'agirait d'anastomoses secondaires. C'est à la première hypothèse que nous nous arrêterons, nous basant sur ce fait d'observation que les cellules anastomosées ont très généralement une structure normale et saine ; les cellules isolées au contraire sont souvent plus anciennes, comme le démontrent leur aspect très sombre, leur forme globuleuse, la pycnose nucléaire, la dislocation de la striation (fig. 44).

Cette disposition en réseau, la présence de cellules myoïdes autour de certains vaisseaux, les anastomoses directes avec des cellules conjonctives, sont autant de faits qui viennent étayer notre conception de l'origine mésodermique des cellules myo-épithéloïdes.

Les cellules myo-épithéloïdes de l'Anguis fragilis jeune (n° 12). — Ces cellules peuvent souvent former la paroi de kystes tels

que ceux représentés aux figures 24 et 25. Lorsque le kyste est très distendu, les cellules s'aplatissent complètement et il est souvent difficile de les reconnaître. Dans le cas contraire, le volume du cytoplasme et les caractéristiques du noyau permettent de les identifier sans aucune hésitation aux cellules épithéloïdes. Les figures 24 et 25 démontrent que ces cellules peuvent différencier une ciliation superficielle qui doit vraisemblablement s'interpréter comme un phénomène réactionnel vis-à-vis de corps étrangers.

Cette observation, déjà faite chez *Lacerta viridis*, doit nous faire admettre la possibilité de l'existence de kystes ciliés intrathymiques formés aux dépens de cellules épithéloïdes mésodermiques. Ces kystes diffèrent d'ailleurs notablement des kystes décrits par Nicolas, notamment.

Les cellules myo-épithéloïdes de Trogonophys (n° 9). — Chez cet exemplaire, les cellules myo-épithéloïdes sont rarissimes. Par contre, nous pûmes constater dans le thymus de cet animal l'existence en assez grand nombre de volumineuses cellules géantes (fig. 3). Certains caractères rapprochaient ces cellules géantes des cellules épithéloïdes. Nous ne saurions dire s'il s'agit là d'une forme spéciale de myo-épithéloïde ou bien de cellules géantes banales telles que celles représentées aux figures 23 et 27.

d) Des formations kystiques intrathymiques. — Trois espèces de cavités kystiques peuvent être distinguées dans le thymus des Reptiles :

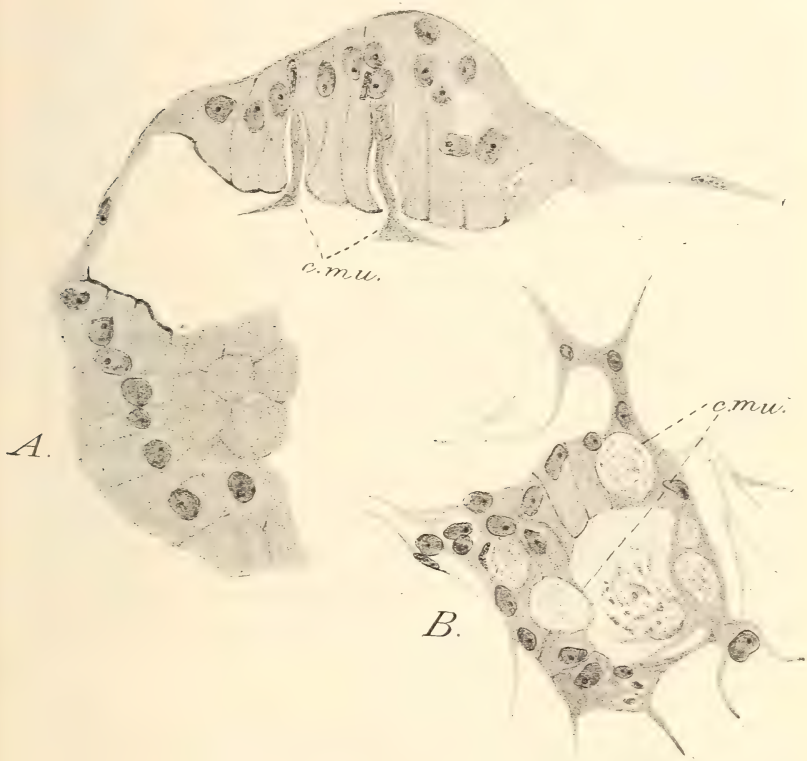
1° Petites cavités kystiques intracellulaires : ces cavités sont creusées dans le cytoplasme de cellules épithéloïdes ;

2° Cavités kystiques extracellulaires formées par la juxtaposition de cellules épithéloïdes ;

3° Cavités kystiques extracellulaires limitées par un épithélium cylindrique.

Nous avons parlé des deux premières variétés de kystes que nous avons observées chez *Lacerta viridis*, *Anguis fragilis*, *Hemidactylus turcicus* entre autres.

Nous voulons ici dire quelques mots de la troisième variété, correspondant évidemment aux kystes décrits par NICOLAS, CHEVAL, etc. (voir plus haut). Cette variété de kyste est relativement rare chez les Reptiles. Nous ne l'avons rencontré que



chez quelques Tortues, un Gongyle et une Vipère dont le thymus était en voie d'involution.

Dans ce dernier cas pouvait se constater l'existence d'un grand kyste ayant à peu près la moitié du volume du thymus et situé à la surface de cet organe. La paroi de ce kyste était formée par un épithélium cylindrique très irrégulier parsemé de cellules caliciformes (Voir fig. III, A).

Le centre du thymus de cette Vipère était complètement nécrosé et remplacé par une sorte de tissu muqueux très altéré.

Dans cette zone nécrosée pouvaient s'observer de petits kystes irréguliers formés des mêmes éléments cellulaires que ceux tapissant le grand kyste (voir fig. III, B). Les cellules tapissant ce kyste paraissaient se continuer directement avec les cellules étoilées occupant le centre nécrosé du thymus.

Nous ne saurions nous prononcer actuellement sur la nature et l'origine de ces kystes. La question mériterait une étude approfondie. Nous ferons cependant remarquer que jamais nous n'avons pu observer de formes de transition entre les petites cellules thymiques et les cellules épithéliales tapissant ces cavités. Le centre de ce thymus de Vipère est d'ailleurs totalement dépourvu de petites cellules thymiques.

Nous avons signalé plus haut, à propos du thymus de Callopeltis, l'existence au sein du thymus de petits îlots de cellules rappelant les cellules des glandules thymiques. Peut-être, ces petites inclusions épithéliales peuvent-elles être le point de départ de la formation de kystes.

Nous n'avons aucunement l'intention de prendre position dans la question dont nous ne possédons pas tous les éléments. Il paraît, en tous cas, résulter de ces quelques observations, que la production de kystes intrathymiques peut se faire aux dépens d'éléments cellulaires très différents et suivant des mécanismes variés.

VI. Quelques notions concernant l'histogenèse du thymus des Reptiles.

Nous n'avions pas, pour but, au commencement de ce travail, de faire porter nos recherches sur les premiers développements du thymus. Ayant eu toutefois à notre disposition quelques embryons et beaucoup de sujets nouveau-nés ou très jeunes, nous avons pu faire sur ce matériel une série d'observations des plus importantes au point de vue de notre conception de la signification des formations hassalliennes.

a) Les petites cellules thymiques. — Nous avons exposé dans la première partie de ce travail les deux théories fondamentales qui se partagent l'explication de l'origine des petites cellules thymiques.

L'une, en fait des éléments endodermiques issus directement des ébauches épithéliales, branchiales primitives : c'est la théorie transformiste.

L'autre voit dans ces petites cellules thymiques, des cellules mésodermiques, de véritables lymphocytes immigrés dans l'ébauche épithéliale : c'est la théorie pseudomorphiste à laquelle s'est rallié Hammar (1908), un des histologistes les plus compétents en matière de thymus, dans son tout récent travail sur les Téléostéens.

Notre matériel nous permet de prendre, dans une certaine mesure, position entre ces deux hypothèses. Disons de suite que nous croyons à l'origine endodermique des petites cellules thymiques et que par conséquent nous rejetons la pseudomorphose.

L'étude d'embryons et de nouveau-nés de *Tropidonotus natrix* et d'*Anguis fragilis* ne nous a laissé aucun doute à ce sujet. Nous avons pu assister à la transformation progressive de l'ébauche complètement épithéliale en tissu thymique vrai sans qu'aucun élément exogène, sans qu'aucun lymphocyte ne pénétrât le germe épithélial.

Seules, les mitoses de plus en plus nombreuses des cellules primitives donnent naissance aux petits éléments lymphoïdes. On trouve ces derniers dans le thymus, alors que le tissu conjonctif périthymique n'en renferme absolument aucun. D'autre part, l'absence de vaisseaux thymiques à ce stade permet de rejeter l'hypothèse d'une invasion de lymphocytes se faisant par la voie vasculaire. D'accord en cela avec Stöhr et beaucoup d'autres, nous continuons à considérer le thymus comme un organe d'origine épithéliale, ne se laissant jamais supplanter par des éléments lymphatiques, pendant toute sa période d'activité.

Nous n'insisterons pas davantage sur cette question qui ne

se rapporte qu'indirectement au sujet du présent travail. Peut-être reprendrons-nous plus particulièrement l'étude de cet ordre de faits sur un matériel complet, bien sérié, provenant d'une seule espèce de Reptile.

b) Les cellules myo-épithéloïdes. — Comme nous l'avons montré dans les chapitres précédents, les cellules myo-épithéloïdes se différencient, vivent et régressent pendant toute la durée de l'activité thymique. Il ne saurait donc être question de parler de l'histogenèse de ces éléments. La question que nous avons à traiter ici se rapporte à l'époque d'apparition des premières cellules myo-épithéloïdes. Cette époque d'apparition varie dans d'assez notables proportions suivant l'espèce étudiée ; mais un fait constant qui frappe à la lecture du tableau de la page 167, c'est l'absence de cellules myo-épithéloïdes chez l'embryon ou chez le nouveau-né ou tout au moins l'excessive rareté de ces formes cellulaires chez ce dernier (voir n°s 1, 2, 3, 10, 11, 18).

Ce fait a une importance théorique assez considérable. On ne voit que difficilement comment on pourrait le concilier avec la théorie de l'inclusion embryonnaire de myoblastes de Weissenberg et Pensa. Il semblerait que ces myoblastes dussent présenter à ce stade leurs caractères de cellules musculaires, alors que la musculature striée de l'organisme est déjà parfaitement développée.

A quoi doit-on rapporter l'apparition des cellules myo-épithéloïdes dans le thymus ?

Suivant notre théorie, il faut admettre que les cellules ne peuvent apparaître dans le thymus que lorsque des cellules mésodermiques ont pénétré cet organe. Ce postulat peut aisément se démontrer par l'observation des faits. Il est facile d'observer, chez l'Orvet notamment, la pénétration entre les petites cellules thymiques, de traînées de cellules allongées. Tantôt ces cellules s'éparpillent et peuvent alors dégénérer soit directement, soit en passant par la forme myo-épithéloïde ; tantôt, au contraire, ces cellules s'organisent, se différencient

en cellules conjonctives vraies et contribuent à la formation des enveloppes d'un néocapillaire.

Sitôt que ces cellules conjonctives jeunes ont émigré dans le thymus, il devient possible d'assister à la formation de cellules myo-épithéloïdes; toutefois, — c'est un fait sur lequel nous avons déjà insisté — ces cellules paraissent être rapidement cytolysées au sein d'un parenchyme thymique jeune.

Dans notre note préliminaire (Dustin, 1908), ayant eu surtout en vue la formation des cellules myo-épithéloïdes lors de la régression des capillaires, nous estimions que l'apparition de ces cellules dans le thymus était intimement liée à la pénétration préalable de bourgeons vasculaires. Nous pouvons maintenir cette opinion, en y ajoutant toutefois la possibilité — démontrée plus haut — de l'évolution directe de jeunes cellules conjonctives en épithéloïdes.

Toujours est-il que le thymus embryonnaire ou très jeune n'est pas ou fort peu vascularisé chez les Reptiles, tandis qu'il se vascularise abondamment après un certain nombre de périodes de fonctionnement et surtout lors de l'involution (voir plus loin).

Hammar (1908), dans ses recherches sur les Téléostéens a pu constater l'existence de cellules myo-épithéloïdes dans des thymus dépourvus de vascularisation. Ce fait lui suffit à rejeter l'hypothèse de l'origine périvasculaire défendue par nous. Nous ferons remarquer que nous avons démontré qu'il ne fallait pas nécessairement qu'une cellule conjonctive fut périvasculaire pour pouvoir évoluer en myo-épithéloïde. D'autre part, la régression des capillaires pouvant donner naissance à des cellules hassalliennes, il n'est que trop naturel de trouver peu de capillaires lorsqu'on trouve beaucoup de cellules myo-épithéloïdes et vice-versa.

Si dans le cas de Hammar, les cellules observées par lui provenaient de la régression d'un capillaire, il eût été difficile de retrouver ce dernier.

C'est d'ailleurs un fait d'observation, sur lequel nous avons

attiré l'attention dans notre note préliminaire, que ce balancement qui se manifeste souvent, entre le nombre des myo-épithéloïdes et le nombre des capillaires. Il est inutile de dire que cette observation doit se faire chez des animaux sains et pas trop âgés, parce que lors de l'involution définitive, les vaisseaux, le tissu conjonctif et tous leurs dérivés s'accumulent dans le thymus.

De tout ceci, nous retiendrons l'absence très générale de cellules myo-épithéloïdes chez l'embryon ou le Reptile très jeune et la corrélation étroite qui existe entre l'apparition de ces cellules et la pénétration dans le thymus de cellules conjonctives périvasculaires ou non.

Quelle est la voie de pénétration de ces éléments mésodermiques ?

L'étude succincte du développement des capillaires va nous l'apprendre.

c) Développement des capillaires. — Deux éléments très différents interviennent dans la genèse des capillaires intrathymiques : 1° L'endothélium — élément primordial — provient par bourgeonnement de l'endothélium des fins capillaires périthymiques ; 2° Les enveloppes vasculaires, relativement simples pour les vaisseaux thymiques, proviennent du tissu conjonctif périthymique ou des enveloppes du capillaire périthymique qui a donné naissance au bourgeon endothélial. La genèse de ces capillaires s'observe facilement chez les Reptiles jeunes ; la même observation peut se faire fréquemment chez l'adulte, dont le thymus est presque constamment le siège de régression et de néoformation vasculaire.

Très souvent, les cellules conjonctives paraissent précéder dans le thymus les cellules endothéliales. Ainsi se constituent ces longues traînées souvent bifurquées, formées de longues cellules fusiformes juxtaposées. Puis, dans ce cordon cellulaire plein, se creuse une lumière, tapissée d'endothélium et renfermant bientôt des hématies. Souvent la régression frappe d'emblée ces bourgeons vasculaires. D'autres fois, les cellules

conjonctives différencient des fibrilles et constituent les parois simples ou doubles que nous avons décrites antérieurement. Ce mode de développement, très fréquent chez le Reptile jeune, se rencontre aussi chez l'adulte. Chez ce dernier, les cellules périvasculaires peuvent affecter, dès les premiers stades, la disposition en double gaine et se présenter dès ce moment sous l'aspect de cellules conjonctives fibrillaires.

Chez certains Reptiles, le *Trogonophys* notamment, nous avons pu observer fort nettement le développement de néocapillaires. On voit partir d'un vaisseau périthymique et pénétrer dans le thymus un fin tube endothélial. Sur sa paroi externe s'appliquent quelques fibrilles conjonctives, issues du tissu conjonctif périthymique ; enfin, à une petite distance de ce tube périvasculaire pénètre une nouvelle série de cellules conjonctives formant la double gaine et emprisonnant, en se constituant, une sorte de manchon de petites cellules thymiques.

Nous voyons ainsi que l'étude du développement des capillaires permet de surprendre sur le fait la pénétration d'éléments conjonctifs au sein du thymus. La constatation de la néo-formation de capillaires était d'ailleurs le corollaire indispensabe des phénomènes de régression si spéciaux que nous avons décrits jusqu'ici.

VII. L'involution du thymus des Reptiles.

Il importe de distinguer, avec Hammar, l'involution normale de l'involution accidentelle. De cette dernière, nous avons pu observer quelques beaux exemples dans notre série de Reptiles. C'est ainsi que, plusieurs fois, chez *Callopeltis Æsculapii* et *Gongylus ocellatus*, notamment, nous avons pu constater la nécrose à peu près complète du centre du thymus. Tout élément thymique, soit petite cellule, soit cellule myo-épithéloïde, avait disparu de cette région occupée par des débris nécrotiques et quelques cellules conjonctives étoilées.

Dans un autre cas, nous constatâmes la destruction de la zone médullaire d'un thymus de *Tropidonotus natrix* par une abondante hémorragie intersticielle.

Cette involution accidentelle se présente sous des formes très variables et nécessairement atypiques ; aussi ne nous apporte-t-elle guère d'arguments utiles à la compréhension des fonctions thymiques. Il en est tout autrement de l'involution normale dont les manifestations sont des plus instructives.

Nous distinguerons deux modalités d'involution normale ; l'une, transitoire, est due aux influences saisonnières ; l'autre, définitive et irréparable, frappe l'organe au bout d'un certain temps et est liée à l'âge de l'animal. Toutes deux sont caractérisées, chez les Reptiles, par deux faits essentiels : 1° Absence de mitose dans les petites cellules thymiques ; 2° développement du tissu conjonctif et des vaisseaux.

L'involution saisonnière est facile à démontrer : il suffit d'observer les thymus de Reptiles adultes (Tortue, Orvet, Lézard, (cf. par exemple. Type I et type II) au printemps et en automne.

Dans le premier cas, nous constaterons d'abondantes mitoses de petites cellules, et la régression des cellules conjonctives et de certains capillaires. En automne, au contraire, les mitoses font défaut, les vaisseaux sont devenus plus nombreux, le tissu conjonctif périvasculaire et diffus se distingue aisément ; enfin se rencontrent des cellules myo-épithéloïdes plus ou moins dégénérées, témoins de la réaction printanière des petites cellules thymiques à l'envahissement conjonctif hivernal.

Tant que la vitalité des petites cellules thymiques est suffisante, ces alternatives se produisent et le thymus lutte victorieusement contre la sclérose.

L'âge vient-il à faire sentir ses effets, l'animal est-il soumis à des conditions d'existence défectueuses, les mitoses des petites cellules se ralentissent, puis cessent. Les petites cellules, non renouvelées, se raréfient. L'apparition de formes myo-épithéloïdes se produit encore pendant un certain temps ; mais

les cellules ainsi formées, au lieu de dégénérer rapidement comme dans les thymus jeunes, persistent un temps très long et ne s'atrophient que lentement.

Bientôt les cellules conjonctives, n'étant plus entravées dans leur évolution, différencient d'abondantes fibrilles collagènes ; les capillaires ne régressent plus et s'entourent d'épaisses adventices fibreuses ; la sclérose envahit l'organe et en consomme l'atrophie.

L'origine périvasculaire de la sclérose se manifeste souvent avec une grande netteté ; nous citerons comme exemple le thymus d'un grand exemplaire de *Tropidonotus natrix* (n° 5).

Dans ce thymus, tous les capillaires étaient entourés d'une double gaine conjonctive très épaisse. A un fabile grossissement, le thymus coloré à la safranine et vert lumière, paraissait rempli de gros anneaux vivement colorés en vert. Un examen plus minutieux montrait de nombreuses cellules conjonctives étoilées unissant ces gaines périvasculaires entre elles.

Nous avons démontré que dans un thymus jeune et actif les gaines périvasculaires se transformaient en cellules hassalliennes lors de la régression du capillaire. Ici, au contraire, l'évolution scléreuse des cellules de ces gaines s'accentue de plus en plus.

Si nous rapprochons de ce fait la constatation de la raréfaction des petites cellules thymiques et de l'absence de mitose chez ces cellules, nous sommes amenés à supposer que la transformation épithéloïde et partant, l'arrêt de l'évolution scléreuse est intimement subordonnée à l'activité des petites cellules thymiques.

Différents arguments militent en faveur de cette manière de voir. C'est ainsi qu'il est de constatation banale chez les Reptiles de voir la sclérose et la persistance de nombreux vaisseaux se manifester au centre du thymus (voir n°s 7, 14, 15, 17, 19, 28). Or, c'est l'endroit où les petites cellules thymiques sont le moins nombreuses et probablement le moins actives étant le plus éloignées de leur lieu de naissance : la zone corticale.

L'étude d'un thymus de *Lacerta agilis* (n° 19), figure IV, est des plus intéressantes à ce point de vue.

La figure IV montre une représentation demi-schématique de ce thymus. Les vaisseaux périthymiques forment des sortes de grandes lacunes sanguines. L'organe lui-même se divise nettement en trois zones : la zone centrale, complètement sclérosée et occupée par de nombreux vaisseaux tortueux et un tissu conjonctif abondant ; la zone périphérique est occupée par de petites cellules thymiques assez pauvres en basichromatine, écartées les unes des autres, paraissant en certains

points, unies par des prolongements étoilés ; enfin, la zone moyenne comprend un mélange de petites cellules thymiques et de très nombreuses cellules myoïdes représentées en noir.

Voici comment il faut, à notre sens, interpréter cette image.

La zone centrale échappe complètement à l'action des petites cellules thymiques : il en résulte un développement considérable de capillaire et de tissu scléreux. La zone périphérique, zone d'intensité maximale de l'action des petites cellules échappe encore à la sclérose. Enfin la zone intermédiaire dans laquelle se trouvent localisées les cellules myo-épithéloïdes témoigne du conflit des deux tissus en présence. De nombreuses cellules conjonctives n'ont pu évoluer en cellules scléreuses ; elles ont

pris la forme myo-épithéloïde et persistent longtemps sous cette forme, grâce à l'activité de plus en plus faible des petites cellules.

Chez d'autres Lézards, nous avons pu assister à la régression complète de certains lobules thymiques qui se trouvaient remplacés par un amas de capillaires tortueux à gaines conjonctives très épaisses.

Nous en resterons là pour le moment, voulant reprendre ces notions dans les considérations générales par lesquelles nous terminerons ce travail.

Un dernier point nous reste à traiter à propos de l'involution. Nous avons constaté chez notre type III la grande abondance de cellules granuleuses au sein du thymus. Doit-on considérer ce fait comme une manifestation de l'involution ?

Cette idée a été soutenue par Ghika, pour les Mammifères. Nous ne saurions y souscrire en ce qui concerne les Reptiles.

La présence de cellules granuleuses en quantité anormale n'est pas constante dans tous les thymus en involution. D'autre part, les cellules granuleuses peuvent se trouver en grande abondance dans des thymus encore très actifs. C'est ainsi que chez certains exemplaires de *Testudo græca*, sacrifiés au printemps, les cellules éosinophiles sont loin d'être rares dans les thymus. Enfin, chez une *Tropidonotus natrix*, dont le thymus en activité présentait un nombre considérable de petites cellules thymiques, dont beaucoup en mitose, nous avons rencontré une quantité prodigieuse de cellules granuleuses, envahissant en masse le thymus le long des tractus conjonctifs et des gaines périvasculaires.

S'il est vrai que l'involution du thymus n'est pas nécessairement caractérisée par la pénétration de cellules granuleuses, le tableau de la page 167 nous démontre cependant que ces cellules font totalement ou presque totalement défaut dans les thymus d'animaux jeunes. Peut-être la présence de cellules granuleuses dans le thymus est-elle liée à une période du fonctionnement de cet organe ? La question mériterait une étude spéciale.

QUATRIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE THIMUS DES REPTILES

La signification physiologique et morphologique de ses éléments Ses variations fonctionnelles.

Dans les pages qui précèdent nous avons étudié en détail la structure du thymus de trois types de Reptiles et passé en revue les caractéristiques essentielles d'une série de Chéloniens, de Sauriens et d'Ophidiens intéressants, les uns au point de vue des petites cellules thymiques, des cellules myo-épithéloïdes ou des cellules granuleuses, les autres au point de vue de l'histogenèse ou de l'involution.

Au cours de cette description, nous avons touché du doigt de nombreuses questions théoriques sur lesquelles les avis se partagent. Il importe à présent de grouper, puis de synthétiser les observations que nous avons pu faire et les résultats que ces observations comportent, pour pouvoir comparer ces résultats à tout ce qui a été dit ou vu d'essentiel à propos du thymus.

Partisan de la théorie transformiste, nous estimons que la petite cellule thymique représente un élément spécifique d'origine endodermique et n'ayant que de simples analogies de forme avec les lymphocytes vrais.

Chez l'embryon, la petite cellule thymique procède des cellules épithéliales de l'ébauche branchiale. Chez l'adulte, pendant toute la durée de l'activité du thymus, les petites cellules thymiques se renouvellent incessamment, prenant naissance à la périphérie des lobules ou s'observent de nombreuses karyokinèses. Par la formation de nouvelles cellules, les cellules plus anciennes se trouvent continuellement refoulées vers le centre de l'organe. Morphologiquement, l'évolution des petites cellules est des plus simple : elles ont dès leur naissance l'aspect de cellules lymphoïdes qu'elles conservent jusqu'à leur

disparition; il en est du moins ainsi chez les animaux normaux ; au cours de l'évolution, ces cellules pourraient peut-être retourner au type épithélial ; nous manquons cependant de travaux suffisamment précis pour pouvoir affirmer ce fait, que, pour notre part, nous n'avons jamais pu constater.

Jamais, tant au cours de l'histogenèse que de la période d'activité, le thymus des Reptiles n'est envahi par de petits lymphocytes. Les seules formes leucocytaires pouvant pénétrer le thymus sont de grands leucocytes généralement granuleux, qui a aucun moment n'arrivent à supplanter les petites cellules thymiques.

L'origine des petites cellules thymiques, leur renouvellement dans les couches périphériques des lobules, nous amènent à les considérer comme les éléments propres du thymus ; nous dirons plus, comme les seuls éléments caractéristiques du thymus. Toutes les autres formes cellulaires n'existent pas dans les thymus suffisamment jeunes ; elles y sont importées ultérieurement ; ce sont des éléments étrangers, transitoires. Parmi eux, les plus intéressants sont incontestablement ceux que nous avons envisagés plus particulièrement dans cette étude : les cellules myo-épithéloïdes. La démonstration de l'identité des cellules épithéloïdes, des cellules striées et des corps de Hassal, donne dès l'abord, au problème, une portée générale considérable ; c'est que, si l'origine, et partant la signification des corps de Hassal est restée indéterminée chez les Mammifères, nous avons vu que l'évolution des cellules myo-épithéloïdes, éléments plus simples et néanmoins très caractéristiques, peut se poursuivre assez aisément chez les Reptiles.

Dès leur découverte, en 1849, les corps de Hassal ont excité la sagacité des chercheurs. Beaucoup de théories se sont proposées d'expliquer leur genèse et leur signification ; beaucoup sont entièrement abandonnées aujourd'hui : nous mentionnerons, par exemple, la théorie de Hassal et Virchow, rapportant à des divisions cellulaires endogènes la formation des corps concentriques attribuée au dépôt de substance amorphe

autour de débris glandulaires par Kölliker et Jendrassik, à la dégénérescence graisseuse de cellules glandulaires, par Ecker, à l'involution de restes de canaux excréteurs, par Schambacher.

Actuellement, les théories encore en faveur se divisent en deux grands groupes. Dans le premier, nous rangerons les travaux démontrant l'origine épithéliale des formations hassalliennes et de ce que nous avons démontré être leur équivalent : les cellules myo-épithéloïdes ; dans le second groupe, nous trouverons les observations démontrant l'origine conjonctive de ces formations.

Ce sont les partisans de la théorie pseudomorphiste, His et Stieda en particulier, qui soutinrent les premiers l'idée de la formation des corps de Hassal aux dépens des restes épithéliaux de l'ébauche thymique branchiale envahie par les lymphocytes.

Cette idée simple, séduisante, logique à première vue, fit fortune. Elle fut adoptée par la grande majorité des transformistes, et reprise par les pseudomorphistes modernes tels que Van Eecke ou Hammar.

L'origine de cellules d'aspect épithélial — les cellules hassalliennes — devait, semble-t-il, être recherchée parmi des cellules épithéliales.

L'apparente évidence de cette proposition devait laisser dans l'oubli les théories adverses dont la démonstration moins aisée détournait l'attention.

Il est certain que l'habitude, prise dans l'étude de la plupart des organes, de décider de l'origine d'une cellule à son aspect, a conduit, en ce qui concerne le thymus, à de nombreuses erreurs.

Toujours est-il que le grand nombre des histologistes modernes continuent à voir dans les corps de Hassal des formations d'origine épithéliale. Nous citerons parmi les plus récents : Stöhr, Bell, Ver Eecke, Hammar, Mietens, Schaffer.

Pour tous ces auteurs, c'est aux dépens du réticulum déri-

vant de l'ébauche thymique épithéliale que se constituent les cellules hassalliennes ou myo-épithéloïdes. Les principaux arguments invoqués en faveur de cette manière de voir ont trait : 1° à l'aspect épithélial de ces cellules ; 2° aux rapports existant entre ces cellules et des cellules étoilées éparses dans le parenchyme thymique.

Examinons séparément ces deux propositions.

En ce qui concerne la première, il nous paraît inutile d'insister sur la valeur qu'il faut attribuer à l'aspect d'une cellule. Il faudrait n'avoir jamais eu sous les yeux de coupe de sarcome épithéloïde, pour attribuer une origine épithéliale à toute cellule à protoplasme abondant et à noyau vésiculeux. D'ailleurs, si les cellules des corps de Hassal ont chez les Mammifères des analogies de forme et de structure avec des cellules épithéliales, nous avons vu que certaines formes de cellules myo-épithéloïdes des Reptiles, les cellules striées notamment, rappellent bien plus exactement des formes cellulaires de la lignée conjonctive. Aussi ne nous arrêterons-nous pas plus longtemps à cet argument.

Quant au second, les rapports existant entre les cellules de Hassal et des cellules étoilées, rapports soutenus par les uns, niés par d'autres (Pensa, par exemple), peuvent se démontrer dans un grand nombre de cas. Mais, ce qui devient beaucoup plus difficile à démontrer, c'est l'origine épithéliale des cellules étoilées. L'argument qui consiste à dire que ces cellules ne prennent pas les colorants électifs du tissu conjonctif est sans valeur et cela à un double point de vue : 1° parce que certaines de ces cellules étoilées fixent le Van Gieson, le Prenant ou le Mallory ; 2° parce qu'il n'est pas indispensable qu'une cellule ait différencié de la substance collagène pour être reconnue comme cellule conjonctive.

Certes, Hammar, Bell, etc., ont pu observer des phases de transition entre ces cellules étoilées et des formes hassalliennes. Nous avons fait maintes fois la même observation. Ce que l'on n'a jamais fait jusqu'à présent — et qu'il sera peut être impos-

sible de faire jamais — c'est suivre une cellule épithéliale de l'ébauche embryonnaire, la voir se transformer en cellule étoilée du réticulum thymique primitif puis enfin en cellule myo-épithéloïde.

L'existence d'un réticulum épithélial dans les ébauches thymiques est un fait acquis et indiscutable. Mais entre le moment où existe ce réticulum et l'apparition des premières cellules myo-épithéloïdes, s'écoule un temps bien long, pendant lequel le thymus subit des modifications et des remaniements trop considérables pour permettre de rattacher à coup sûr la cellule hassallienne à la cellule réticulo-épithéliale. D'ailleurs, la théorie épithéliale rencontre d'autres objections : les variations du nombre des corps de Hassal et des cellules myo-épithéloïdes, le moment d'apparition de ces cellules, et enfin la répartition de ces cellules.

Ver Eecke, Hammar, nous-même et plusieurs autres auteurs ont constaté la relation qui semble exister entre le nombre des corps de Hassal et la saison à laquelle a été sacrifié l'animal. Il est certain que ce fait serait difficilement explicable si avec les anciens pseudomorphistes on rattachait la formation des corps de Hassal à l'involution des cellules épithéliales.

On ne voit pas davantage pourquoi ces formes d'involution se multiplieraient précisément lors des périodes d'activité de l'organe.

Plus satisfaisante est l'opinion qui fait dériver les cellules hassalliennes de cellules du réticulum épithélial, se différenciant saisonnièrement en vue d'une fonction spéciale. Cette conception se bute cependant à de nouvelles difficultés : pourquoi, en effet, des cellules que l'on suppose primitivement étoilées et anastomosées par leurs prolongements, ne conservent-elles que si rarement des dispositions rappelant cet état primitif ; pourquoi ce groupement concentrique, si fréquent, pourquoi les cavités centrales, pourquoi surtout la présence de vaisseaux ou de débris vasculaires ou hématiques au centre de tant de corpuscules de Hassal ?

Le doute résultant de toutes ces considérations s'affirme encore davantage lorsque l'on voit ces soi-disant cellules épithéliales évoluer en cellules musculaires striées.

Malgré le succès de la théorie épithéliale, plusieurs histologistes frappés de ses invraisemblances, cherchèrent ailleurs une explication de la genèse des corps de Hassal.

A Affanassiew revient d'avoir le premier attiré l'attention sur l'involution des capillaires thymiques. Ses recherches n'eurent pas d'échos. On se crut obligé, à la suite de Monguidi, de distinguer les vrais et les faux corps de Hassal, les derniers étant nettement vasculaires.

Cette distinction, établissant une délimitation nette des deux formations, eut pour résultat de détourner l'attention des formes intermédiaires qui pouvaient unir entre eux ces deux termes extrêmes.

Quelques faits nouveaux furent apportés à l'appui de la théorie vasculaire, par Renaut, Ranvier et d'autres. Mais ce furent Nüsbaum et ses élèves Prymak et Machowsky qui modernisèrent, complétèrent et formulèrent nettement les idées d'Affanassiew.

Nusbaum ne peut certes pas être accusé de parti-pris. Rallié d'abord à la théorie courante de l'origine épithéliale, ce furent des recherches ultérieures plus complètes et plus minutieuses qui vinrent lui démontrer l'importance des altérations vasculaires intrathymiques. Devons-nous rappeler qu'il fait intervenir dans la genèse du corps de Hassal tous les éléments constituant du capillaire : c'est ainsi que les leucocytes circulant phagocytent les hématies, que l'endothélium prolifère, que toutes les gaines périvasculaires s'hypertrophient et peuvent donner naissance à des cellules épithéloïdes.

Chose étonnante, les figures et les descriptions si précises de l'école de Nüsbaùm ne furent reproduites nulle part ; après les recherches de Nüsbaum, comme après celles d'Affanassiew, la théorie vasculaire retomba dans l'oubli, tandis que la théorie épithéliale trouvait de nouveaux défenseurs. Ceux-ci objectaient

à ceux-là que les phénomènes de phagocytose étaient loin d'être fréquents, que la présence d'hématies dégénérées était rare au sein des corps de Hassal, que l'endothélium vasculaire ne proliférait pas, que l'on pouvait trouver des cellules hassalliennes isolées. Bref, ils crurent à nouveau à une confusion possible entre de vrais et de faux corpuscules concentriques.

Cependant, si, à la rigueur, l'origine endodermique des grandes cellules épithéloïdes paraissait plausible, la formation d'éléments musculaires striés aux dépens d'éléments épithéliaux endodermiques devait paraître fort sujette à caution à Pensa et Weissenberg entre autres.

Aussi ces auteurs admirent-ils que les cellules myoïdes du thymus ne sont que des myoblastes provenant soit du muscle abaisseur de la mâchoire (Pensa), soit de la musculature en voie de régression des arcs branchiaux, myoblastes inclus accidentellement dans les ébauches thymiques et s'y développant par la suite. Ayant démontré l'identité de nature des cellules myoïdes et épithéloïdes grâce à l'existence de toutes les formes de transition, nous devons, si nous acceptons l'hypothèse de Pensa et Weissenberg, admettre l'inclusion de toutes les formations myo-épithéloïdes et, partant, des corps de Hassal.

Nous avons déjà signalé tout ce que cette hypothèse comprend d'invraisemblances. Si les cellules myoïdes proviennent de myoblastes inclus dans le thymus, on comprend mal pourquoi ces myoblastes ne différencient pas leur striation en même temps que les autres muscles de l'économie ; on ne comprend pas davantage pourquoi le nombre des cellules myoïdes peut varier avec l'âge de l'animal ou la saison. Enfin l'origine branchiale ne peut expliquer la présence des cellules myoïdes, identiques à celles du thymus, que l'on peut trouver dans l'épiphyse (Nicolas, Dimitrowa).

Il est certain que les théories épithéliales et conjonctives (vasculaire ou inclusion embryonnaire) renferment toutes deux des arguments qui ne sont pas dépourvus de valeur. Toutefois

en présence des objections graves dont sont passibles les deux théories, nous eûmes la conviction, en entreprenant ces recherches sur le thymus des Reptiles, qu'aucune des deux ne représentait intégralement l'expression de la vérité.

Nous avons montré l'importance qu'il convient d'attacher aux phénomènes de néoformation et d'involution vasculaire tout en distinguant dans les parois vasculaires les éléments qui interviennent plus particulièrement dans la genèse des cellules myo-épithéloïdes. Mais là n'est pas la seule origine de ces cellules.

Nos recherches nous amènent à rejeter entièrement l'origine épithéliale des formations hassalliennes et des cellules myo-épithéloïdes des Reptiles pour adopter une théorie conjonctive, d'ailleurs très différente de celle de Nüsbaum ou de Pensa-Weissenberg.

Nous en résumerons, comme suit, les points essentiels.

A l'état embryonnaire, le thymus est primitivement formé de cellules épithéliales. A un stade plus avancé, les cellules épithéliales se vacuolisent et constituent un réticulum. Enfin, les cellules de ce réticulum se divisent un nombre considérable de fois et donnent naissance aux innombrables petites cellules thymiques. Ultérieurement, le siège des karyokinèses se localise dans les zones périphériques des lobules thymiques. Après un certain nombre de mitoses, le réseau épithélial cesse en grande partie d'être visible par suite du nombre considérable des petites cellules qui le masquent et des remaniements importants dont l'organe est le siège. Pendant l'involution, lorsque les petites cellules se raréfient, il est parfois possible de distinguer à nouveau une disposition plus ou moins réticulaire des cellules qui persistent.

Dans les premiers stades de son évolution, le thymus est formé uniquement des dérivés immédiats de l'ébauche épithéliale ; c'est-à-dire : cellules du réticulum épithélial et petites cellules thymiques. A ce moment, le thymus des Reptiles ne renferme aucune cellule myo-épithéloïde.

Mais bientôt l'organe est envahi par toute une série de cellules d'origine exogène. Cet envahissement paraît, dans bien des cas, coïncider avec la formation des premiers capillaires thymiques. Il n'est toutefois pas impossible — quoique nous n'ayons pas d'observations formelles à cet égard — que certaines cellules mésodermiques *non lymphocytaires*, puissent pénétrer le thymus avant la formation des tractus vasculaires.

Toujours est-il qu'à ce moment pénètrent dans les lobules thymiques les éléments suivants :

1° Endothélium vasculaire ;

2° Eléments du sang circulant : { hématies, leucocytes ;

3° Cellules conjonctives jeunes ;

4° Cellules granuleuses.

L'endothélium des jeunes capillaires thymiques provient, comme nous l'avons dit, antérieurement, de l'endothélium de vaisseaux périthymiques préexistant.

Les jeunes cellules conjonctives trouvent leur origine dans le tissu conjonctif périthymique et dans les gaines périvasculaires des capillaires périthymiques. De là, ces cellules pénètrent dans le thymus et dessinent le trajet des capillaires nouveaux dont elles formeront les gaines conjonctives, simples ou doubles. Toutefois, ces cellules ne restent pas strictement périvasculaires. Certaines quittent le voisinage des capillaires et se répandent entre les petites cellules thymiques. A ce stade, elles sont des plus difficiles à reconnaître ; seuls les caractères de leur noyau sur lesquels nous avons insisté permettent de les distinguer des petites cellules thymiques : ultérieurement, la formation de filaments de collagène vient révéler leur nature conjonctive.

Les cellules granuleuses, enfin, forme spéciale de cellules migratrices, représentent, comme nous l'avons montré, un des éléments envahisseurs les plus actifs.

Ce premier aperçu montre la complication de la structure d'un

thymus en activité et la prudence avec laquelle il faut chercher à établir la genèse et l'évolution des formes cellulaires intra-thymiques.

Contrairement aux idées de Nüsbaum, qui faisait jouer un grand rôle dans la formation des corps de Hassal à la prolifération de l'endothélium lors de l'involution vasculaire, nous n'avons jamais rien constaté de semblable chez les Reptiles.

En règle générale l'endothélium dégénère très rapidement et disparaît ; parfois ses cellules paraissent augmenter légèrement de volume avant de dégénérer ; jamais, chez les Reptiles, ces cellules ne prennent l'allure de cellules myo-épithéloïdes.

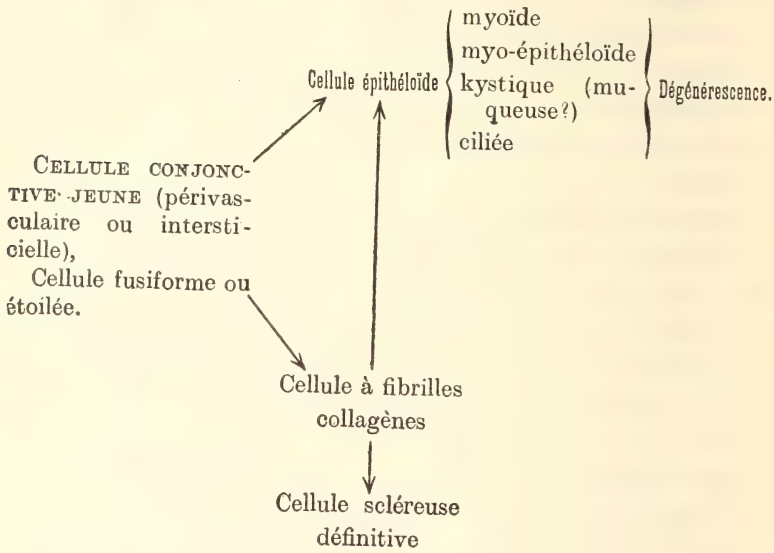
De même, les phénomènes d'érythrolyse et de phagocytose des débris hématiques par les leucocytes n'est pas un phénomène constant ni surtout essentiel dans la formation des corps de Hassal. Quant aux cellules migratrices, que ce soient les leucocytes du sang circulant ou les cellules granuleuses interstitielles, elles ne contribuent aucunement à la formation de cellules hassalliennes. Parfois, ces cellules affectent la forme de cellules géantes paraissant douées d'un pouvoir phagocytaire très actif. Les images microscopiques qui dénotent cette activité spéciale ne rappellent en rien l'aspect des corps de Hassal.

Force nous est donc, si nous rejetons la théorie épithéliale, de chercher dans les métamorphoses des cellules conjonctives jeunes l'origine des cellules myo-épithéloïdes et, partant, des corps de Hassal. C'est ce que nous croyons avoir démontré dans ce travail.

Nous avons pu voir, en effet, les cellules conjonctives intra-thymiques, soit qu'elles fussent isolées (*Lacerta*, type II), qu'elles formassent les gaines conjonctives périvasculaires (*Testudo græca*, type I), ou qu'elles fussent issues par bourgeonnement des gaines périvasculaires (*Coronella*, type III), évoluer directement en cellules myo-épithéloïdes et former, à l'occasion, des groupements hassaliens.

Nous ne reviendrons plus sur les étapes si intéressantes de

cette évolution, nous contentant de la synthétiser dans le tableau ci-après :



Ce tableau montre les deux évolutions possibles des cellules conjonctives jeunes intrathymiques. La première évolution est le cycle évolutif normal de la cellule conjonctive en cellule à fibrilles collagènes.

Elle paraît entravée dans le thymus en activité.

La seconde évolution est une évolution atypique due à l'influence des éléments propres du thymus. Lorsque l'activité de ceux-ci vient à fléchir, le premier mode d'évolution reprend le dessus et le thymus se sclérose.

La cellule conjonctive jeune peut s'orienter d'emblée vers l'une ou l'autre évolution. L'évolution atypique est définitive ; elle conduit nécessairement, sous toutes ses formes, à la dégénérescence.

L'évolution normale des cellules conjonctives jeunes peut, dans le thymus, être momentanée ou définitive. Dans ce dernier cas, les cellules se transforment directement en tissu conjonctif fibrillaire et persistent dans cet état. Ou bien, au

contraire, après avoir subsisté un certain temps dans cet état, ces cellules se différencient, prennent l'aspect de cellules épithéloïdes et suivent la destinée de ces dernières.

Tous ces faits sont basés sur l'observation ; la constatation directe de la transformation d'une cellule conjonctive en cellule épithéloïde, et des rapports de continuité des cellules épithéloïdes avec des cellules indubitablement conjonctives, permet de rejeter formellement la théorie épithéliale.

On pourrait objecter que les cellules du réticulum épithélial peuvent différencier des filaments de substance collagène aussi bien qu'elles différencient des myofibrilles. Mais il est aisé de répondre : une telle activité de la part d'une cellule endodermique est des plus improbables et constituerait d'ailleurs un exemple unique ; de plus, nous avons assisté à la transformation hassalienne des doubles gaines périvasculaires dont nous avons pu voir pénétrer les éléments constituant dans le thymus.

D'ailleurs, le fait que les cellules myo-épithéloïdes affectent les types cellulaires de la lignée mésodermique constitue un argument peut-être moins direct mais certainement tout aussi puissant en faveur de notre manière de voir.

Notre théorie permet de concilier des observations très discordantes ; elle évite aussi les objections dont sont passibles les théories de Stöhr, Hammar, Affanassiew, Nüsbaum, Pensa ou Weissenberg.

Nier toute participation des vaisseaux à la formation des corps de Hassal, ou rapporter entièrement cette formation à l'involution vasculaire sont deux théories également exagérées.

Le vaisseau normal et le corps de Hassal représentent les termes extrêmes. Mieux eut valu rechercher les termes intermédiaires que de les opposer sans cesse. Nous avons montré que *certaines* cellules périvasculaires *pouvaient* se transformer en épithéloïdes et constituer des corps de Hassal en restant groupées concentriquement. Ainsi s'explique que les partisans de

la théorie épithéliale aient pu affirmer n'avoir pas retrouvé les formes d'érythrolyse, de phagocytose, d'hyperplasie endothéliale signalées par Nüsbaum après Affanassiew.

En deuxième lieu, la démonstration de la transformation de cellules conjonctives isolées explique l'origine des corps de Hassal mono-cellulaires et isolés dans lesquels les partisans de la théorie épithéliale voyaient un argument décisif contre la théorie vasculaire.

Bref, la transformation de cellules périvasculaires ou isolées comme nous la comprenons, explique les cellules épithéloïdes isolées, celles qui se groupent en corps de Hassal, celles enfin groupées en longues traînées ramifiées comme nous l'avons décrit chez les Reptiles.

Cette théorie nous fait comprendre enfin les rapports qui peuvent exister entre les corps de Hassal et les capillaires, la présence de débris hémoglobiques au centre de certains corpuscules concentriques, les prolongements dont sont hérissées certaines cellules épithéloïdes et qui se continuent avec des cellules étoilées.

Il n'est plus nécessaire d'invoquer l'inclusion embryonnaire de myoblastes provenant de la musculature branchiale pour s'expliquer la présence de cellules myoïdes dans le thymus. Ces cellules ne sont que des formes atypiques de l'évolution des cellules conjonctives ayant pénétré le thymus.

Enfin on s'explique les variations du nombre des cellules myoïdes et épithéloïdes suivant les saisons, variations peu compréhensibles dans la théorie épithéliale, totalement énigmatiques dans les théories de Pensa ou de Weissenberg et qui tiennent uniquement aux variations de la vascularisation liées aux variations saisonnières de l'activité thymique.

L'entrée de capillaires néoformés dans le thymus entraîne dans celui-ci de nombreuses cellules conjonctives ; la régression des capillaires amène la formation de cellules myo-épithéloïdes pouvant encore vivre un certain temps dans le thymus. Mais l'influence des saisons, très nette chez des animaux d'un

âge moyen, s'efface peu à peu lorsque la sénilité fait sentir ses effets : alors les cellules thymiques vraies ne se divisent plus ; les cellules myo-épithéloïdes anciennes persistent un temps de plus en plus long; les cellules conjonctives évoluent bientôt, toutes et définitivement, en cellules scléreuses.

Dans notre conception, une seule espèce de cellules appartient en propre au thymus : ce sont les petites cellules thymiques. Toutes les autres formes cellulaires intra-thymiques sont secondairement introduites.

Quelles conclusions peut-on tirer de ce fait au point de vue fonctionnel ? Nous avons vu que le thymus était assimilé à une moelle des os cervicale par Ghika, et à une glande à sécrétion interne par Ver Eecke, Bell et d'autres, sécrétion qui aurait son point de départ dans les cellules des corpuscules concentriques.

Il nous est impossible de souscrire aux idées de Ghika en ce qui concerne les Reptiles. Nous avons démontré, en effet, que : 1° jamais les petites cellules thymiques ne se transforment en leucocytes ou en érythroblastes ; 2° que les cellules granuleuses intrathymiques, loin de prendre naissance dans le thymus, envahissent secondairement cet organe.

Ce phénomène d'envahissement du thymus par des cellules granuleuses reste, à nos yeux, inexpliqué ; on ne saurait y voir un indice de dégénérescence. Peut-être y a-t-il là un apport de substance figurée représentée par les granulations leucocytaires, indispensable à la nutrition et à l'activité du thymus à certaines périodes ? Nous ne saurions l'affirmer. Il y a là un domaine des plus vastes à explorer et d'autant plus intéressant que chez tous les Vertébrés ce phénomène semble pouvoir s'observer.

Faut-il, d'autre part, considérer les corpuscules de Hassal ou les cellules myo-épithéloïdes comme le siège d'une sécrétion interne nettement définie. Il nous est fort difficile de l'admettre et ce pour les raisons suivantes :

1° Les cellules hassalliennes ne présentent jamais de phéno-

mènes morphologiques de sécrétion (ergastoplasme, grains de sécrétion) ;

2° Les formes et les aspects de ces cellules sont trop différents pour laisser supposer l'existence d'une fonction sécrétoire spécialisée ;

3° Cette fonction n'existe presque certainement pas chez les cellules myoïdes qui sont cependant équivalentes aux cellules épithéloïdes.

Les images microscopiques considérées par certains auteurs comme dénotant une fonction sécrétoire ne sont d'après nous que des formes de dégénérescence. Nous avons déjà développé cette idée à propos de la description de notre deuxième type : *lacerta viridis.*

Nous n'irons toutefois pas jusqu'à dire que la présence ou l'involution de cellules hassalliennes ne puisse avoir aucun retentissement sur l'ensemble de l'organisme ou tout au moins sur les autres éléments thymiques. Ce que l'on peut affirmer c'est que les cellules myo-épithéloïdes ne présentent ni la fixité structurale, ni les modifications fonctionnelles qui sont l'apanage des cellules glandulaires, ou tout au moins des cellules à sécrétion déterminée.

Dans ces conditions peut-on déduire quelques propositions physiologiques des faits morphologiques que nous avons établis ? Tout d'abord quels sont les phénomènes dénotant le fonctionnement du thymus des Reptiles. Ce sont :

1° Multiplication intense des petites cellules thymiques (augmentation de poids (Printemps);

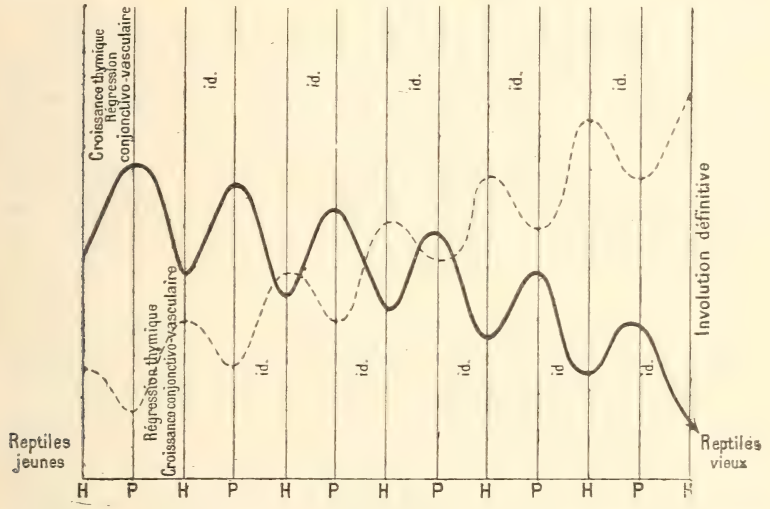
2° Pénétration de vaisseaux (automne et hiver), (diminution de poids);

3° Nouvelle multiplication des petites cellules thymiques (printemps) accompagnée de la régression des anciens capillaires et du tissu conjonctif et de la formation de cellules myo-épithéloïdes, et ainsi de suite.

Le schéma ci-contre résume cette évolution et fait en même temps saisir le mécanisme de l'involution.

On comprend assez aisément l'arrivée à certains moments de capillaires néoformés qui pénètrent le thymus et le parcourent en tous sens, venant ainsi drainer l'organe et en distribuer à tout l'organisme les produits élaborés. Ce que l'on saisit moins, c'est la raison d'être et le mécanisme de la régression de ces mêmes capillaires.

Il paraît certain — et nous avons déjà fait valoir les arguments qui militent en faveur de cette hypothèse — qu'il y a



H : hiver. — P : Printemps. — ▬▬ : petites cellules. — ---- : tissu conjonctivo-vasculaire

un antagonisme entre l'activité des petites cellules et le développement des tractus conjonctivo-vasculaires. La régression des capillaires et du tissu conjonctif, caractérisée par la formation de cellules myo-épithéloïdes, n'est d'après nous que l'expression de la défense des petites cellules thymiques contre la sclérose : nous avons montré dans nos trois types, et dans nos notes concernant l'involution, le balancement qui s'établit entre le tissu endodermique et le tissu mésodermique ; celui-ci, cherchant sans cesse à envahir celui-là, et y arrivant à la longue après avoir subi de nombreuses défaites saisonnières.

Mais pourquoi la régression des capillaires et du tissu con-

jonctif thymiques est-elle accompagnée de la formation de cellules myo-épithéloïdes ? Peut-on s'expliquer ce mécanisme singulier ?

Nous touchons ici aux questions d' « Entwickelungsmechaniek », les plus délicates qui se trouvent à la base de toutes les différenciations cellulaires. Nous n'apporterons pas la solution de ces problèmes ; toutefois, les faits observés dans le thymus des Reptiles peuvent éventuellement constituer de modestes contributions à l'avancement de nos connaissances dans ce domaine.

Nous avons fait ressortir l'analogie frappante qui existe entre les cellules myo-épithéloïdes et les sarcomes, tumeurs du mésoderme. La cause première et le mécanisme de la formation de ces tumeurs nous échappent. Dans le thymus, nos recherches nous permettent de préciser et de rapporter à l'action des petites cellules thymiques la métaplasie des cellules conjonctives.

Si nous considérons une cellule conjonctive de la gaine d'un capillaire, nous la voyons soumise à deux influences : d'une part, celle du capillaire central ; d'autre part, celle des petites cellules thymiques. Tant que le capillaire reste actif et perméable la cellule conjonctive conserve ses caractères. Lorsque le capillaire s'atrophie, l'influence des petites cellules devient prépondérante et la transformation épithéloïde — j'allais dire sarcomateuse — se produit.

Il y a là des phénomènes d'aspects très différents, mais de nature assez analogue à ceux que l'on observe dans le système nerveux où l'activité des cellules nobles et celle des cellules neurogliques se contrebalancent constamment.

Outre l'influence du capillaire central et des petites cellules thymiques, il faut admettre l'existence d'autres facteurs propres aux jeunes cellules conjonctives ; la mise en jeu de ces facteurs nous explique pourquoi seules certaines cellules subissent la transformation hassallienne et pourquoi parmi celles-ci les unes se strient tandis que d'autres se cilient. Malheureusement

la nature intime des phénomènes de cet ordre nous échappe complètement : les jeunes cellules conjonctives indifférentes peuvent se différencier de diverses façons : des actions extérieures, peut-être topographiques, peut-être chimiques, déterminent l'évolution en fibroblaste, en cellule lisse ou en cellule striée. La diversité des formes rencontrées dans le thymus doit vraisemblablement être rapportée à la désorientation qui frappe les cellules mésodermiques entravées dans leur différenciation et détournées de leur évolution normale.

Fonctionnellement, le fait essentiel, caractéristique que l'on observe dans le thymus en activité, c'est la multiplication périodique des petites cellules thymiques. Ces cellules, à protoplasme rare, et à noyau chargé de basichromatine sont disposés de façon à renfermer le plus de nucléine sous le plus petit volume possible. A chaque période de divisions karyokinétiques correspond par conséquent une accumulation de nucléine dans le thymus.

Connaissant l'importance de la nucléine dans les phénomènes de division cellulaire, et partant son influence sur la croissance, considérant d'autre part que la période d'activité maxima du thymus correspond à la période d'accroissement, on est naturellement amené à supposer, d'accord en cela avec les constatations morphologiques, que la fonction dominante du thymus est l'accumulation ou la mise en liberté de la nucléine suivant les besoins de la croissance, dont cet organe représente un des mécanismes régulateurs.

Chez l'adulte, du moins chez nos Reptiles, le thymus quoique moins actif que chez l'animal jeune est loin d'être atrophié complètement. Peut-être intervient-il encore en réglant, modérant ou activant la réparation des tissus.

Ce ne sont évidemment là qu'hypothèses. Elles montrent toutefois les voies dans lesquelles on peut s'orienter, lorsque l'on possède, comme base, des notions précises, sur la valeur morphologique des différentes parties essentielles d'un organe.

Pratiquement, peut-on déduire, de l'examen microscopique

d'une coupe de thymus de Reptile, le degré d'activité de cet organe ?

Voici dans quelle mesure : un thymus renfermant de très nombreuses cellules lymphoïdes et peu de tissu conjonctif est un thymus très actif ; s'il renferme beaucoup de tissu conjonctif et de vaisseaux et peu de petites cellules thymiques, on a sous les yeux un organe en régression. La présence de nombreuses cellules myo-épithéloïdes ou de corps de Hassal multiples n'implique pas forcément la suractivité. Ce fait implique simplement que les petites cellules thymiques ont pu réagir à la sclérose ; il sous-entend nécessairement que peu de temps auparavant le thymus s'est laissé pénétrer par une assez abondante quantité de tissu conjonctivo-vasculaire.

Chez les Reptiles jeunes, la présence des cellules myo-épithéloïdes et l'état de ces cellules permet de déterminer approximativement la saison à laquelle a été sacrifié l'animal. Plus tard, les cellules myo-épithéloïdes persistent beaucoup plus longtemps ; dans un même thymus de Reptile un peu avancé en âge, il est certain que l'on trouve des cellules myo-épithéloïdes appartenant à différentes générations cellulaires.

Les cellules myo-épithéloïdes ne donnent donc pas la mesure exacte de l'activité thymique ; elles sont simplement les reliquats des révolutions fonctionnelles antérieures.

Nous terminerons ici cet exposé déjà long. Nous croyons que l'étude du thymus des Reptiles n'aura pas été infructueuse et pourra le devenir plus encore. C'était un domaine encore peu exploré ; nos recherches nous ont permis d'entrevoir la moisson de faits intéressants que l'on pouvait y faire.

La netteté des images microscopiques fournies par les Reptiles nous a conduit à émettre une théorie nouvelle, voisine de celle de Nüsbaùm, sur la valeur des formations concentriques. Nous avons la ferme conviction, basée sur des observations d'ailleurs encore rudimentaires, que les faits observés chez les Reptiles se vérifieront chez les autres Vertébrés, Mammifères y compris.

Notre travail ne constitue qu'une contribution modeste et bien incomplète encore à la question si vaste et si complexe de l'anatomo-physiologie du thymus.

Nous sommes convaincus que des recherches poursuivies dans ce domaine pourront un jour éclairer les problèmes encore si obscurs de la croissance, de la régulation de la division cellulaire, de la genèse des tumeurs.

CINQUIÈME PARTIE

CONCLUSIONS

A) Développement du Thymus des Reptiles

1° *Les petites cellules thymiques naissent directement des cellules des ébauches branchiales endodermiques. Ce sont les seuls éléments auxquels les cellules épithéliales et le réseau qui en dérive, donnent naissance.*

2° *Le thymus des embryons de Reptiles, ou de Reptiles très jeunes ne renferment pas de cellules granuleuses et pas ou fort peu de cellules myo-épithéloïdes.*

3° *Ces derniers éléments disparaissent rapidement dans les thymus jeunes.*

B) Le thymus des Reptiles adultes

4° *Une seule cellule est propre au thymus : c'est la petite cellule thymique ; toutes les autres sont des cellules importées secondairement. Ce sont :*

α) *Les cellules conjonctives ;*

β) *Les cellules myo-épithéloïdes (corps de Hassal) ;*

γ) *Les cellules granuleuses et les leucocytes ;*

δ) *L'endothélium vasculaire ;*

ε) *Les hématies.*

5° *Les cellules formant les corps de Hassal, les cellules*

myoïdes, les cellules épithéloïdes sont des éléments de même souche et de même nature. Entre ces différentes formes, existent toutes les formes de transition.

6° *Ces cellules ne dérivent pas du réseau thymique et ne sont par conséquent pas d'origine endodermique; elles dérivent de cellules de nature conjonctive et sont par conséquent mésodermiques.*

Ainsi en témoignent :

α) *Leur forme et leur structure ;*

β) *L'observation directe de leur origine et de leur transformation ;*

γ) *En certains cas, leurs réactions colorantes ;*

δ) *Les rapports existant entre ces cellules et des cellules indubitablement conjonctives ;*

ε) *L'observation de leur pénétration dans le thymus.*

7° *Les cellules conjonctives donnant naissance aux cellules myo-épithéloïdes peuvent être périvasculaires ou intersticielles. Dans le premier cas se constituent souvent des groupements en « corps de Hassal » ; dans le second cas, se forment des cellules myo-épithéloïdes isolées ou disposées en petits groupes.*

8° *La théorie de Nüsbaùm, développement de celle d'Affanassiew, est donc partiellement exacte. L'involution vasculaire joue un certain rôle dans la formation des corps de Hassal.*

Ainsi en témoignent :

α) *La disposition des cellules myo-épithéloïdes en traînées ramifiées rappelant la silhouette des anciens capillaires ;*

β) *La continuation de corps de Hassal avec des capillaires en voie d'atrophie ;*

γ) *La présence d'hématies dégénérées au centre de certains corps de Hassal.*

Mais, dans ce cas, le rôle prépondérant est dévolu aux cellules conjonctives périvasculaires et non à l'endothélium ou aux leucocytes.

9° *Les cellules myo-épithéloïdes sont vouées à la dégénérescence. Cette dégénérescence devient de moins en moins rapide à mesure que l'animal avance en âge.*

10° *Les cellules myo-épithéloïdes peuvent affecter les formes, les structures et les groupements les plus variés.*

α) *Formes* . . . . . .
- *fusiforme*
  - *courte.*
  - *très longue.*
- *étoilée.*
- *globuleuse.*

β) *Structure : protoplasme*
- *homogène.*
- *finement grenu.*
- *strié longitudinalement ou concentriquement*
  - *totalement.*
  - *partiellement.*
- *strié longitudinalement ou concentriquement et de plus partiellement strié transversalement.*
- *strié longitudinalement et avec striation myoïde complète (disque Q et disque Z).*
- *cilié*
  - *ciliation extra cellulaire.*
  - *ciliation intracellulaire.*

γ) *Groupement* . . . . . .
- *cellule isolée.*
- *cellules jumellées.*
- *cellules en petits groupes.*
- *cellules groupées en corps de Hassal.*
- *cellules groupées en traînées ramifiées.*

11° *Les cellules myo-épithéloïdes peuvent contribuer à former la paroi de petits kystes souvent ciliés.*

Ces kystes peuvent être
- *intracellulaires (monocellulaires.)*
- *extracellulaires (pluricellulaires).*

12° *Le thymus peut être le siège de phénomènes de phagocytose : cette fonction est dévolue à de grandes cellules géantes.*

13° *Le thymus des Reptiles renferme deux espèces de capillaires : les uns du type banal, les autres pourvus d'une double gaine conjonctive.*

c) L'involution du Thymus des Reptiles

14° *Il faut distinguer :*

α) *L'involution saisonnière (transitoire).*

β) *L'involution définitive* { *accidentelle,* / *sénile.*

15° *L'involution se caractérise :*

α) *La raréfaction des petites cellules thymiques dues à l'absence de mitoses chez ces dernières ;*

β) *L'envahissement progressif du thymus par les vaisseaux et le tissu conjonctif.*

16° *Ce processus de sclérose débute habituellement au centre des lobules thymiques.*

17° *L'involution peut s'accompagner, comme chez les Mammifères, de la formation de kystes épithéliaux. L'origine précise des cellules qui tapissent ces kystes reste indéterminée.*

d) Les fonctions du Thymus

18° *Le thymus des Reptiles présente des alternatives saisonnières de suractivité et de repos. Les périodes d'activité deviennent de moins en moins longues et de moins en moins intenses avec l'âge et finissent par disparaître.*

19° *Pendant sa période d'activité, le thymus est alternativement le siège de néoformation et de régression vasculaire. Cette dernière se produit au printemps lorsque les petites cellules thymiques se sont activement divisées ; la néoformation vasculaire prélude à une période de repos, transitoire ou définitif, et peut, en ce cas, être un signe précurseur de l'involution.*

20° *Le thymus des reptiles n'est un organe ni lymphopoiétique ni leucopoiétique, ni érythropoiétique.*

21° *Le thymus n'est le siège d'aucun phénomène sécrétoire morphologiquement spécialisé. La fonction sécrétoire n'est en tous cas pas dévolue aux cellules myo-épithéloïdes.*

22° *Le signe morphologique essentiel de l'activité thymique*

est représenté par les variations du nombre des petites cellules et partant par la teneur de l'organe en basichromatine.

23° *Les cellules myo-épithéloïdes et les corps de Hassal sont des formes métaplasiques des cellules conjonctives produites sous l'action des petites cellules thymiques ; leur présence, leur absence ou leur plus ou moins grande abondance ne constituent pas de critériums précis de l'activité thymique, mais prouvent que le thymus a pu précédemment réagir avec succès contre la sclérose.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1896. Abelous et Billard. Sur les fonctions du thymus. Effets de l'ablation du thymus chez la *Grenouille.* (*Arch. de la Soc. de Biol.*, 1896.)

1896. — Recherches sur les fonctions du thymus chez la *Grenouille.* (*Arch. de Phys. Norm. et path.*, 1896, 5e Série, VIII.)

1877. Affanassiew. Uber die Koncentrischen Körper der thymus. (*Arch. für Mikr. Anat.* Bd. XIV, H. : I.)

1877. — Weitere Untersùchùngen über den Baù ùnd die Entwickelùng der Thymùs ùnd der Winterschlafdrüsen der Saügethiere. (*Arch. fur Mikr. Anat.* Bd. XIV, H. : III.)

1899. Anglas. Histolyse et histogenèse des muscles des hyménoptères pendant la métamorphose. (*Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 1899 ; vol. I ; p. 931.)

1900. — Note préliminaire sur les métamorphoses internes de la *Guêpe* et de l'*Abeille.* La lyocytose. (*Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 1900 ; vol. LII ; p. 94.)

1900. — Sur la signification des termes phagocytose et lyocytose. Quelques caractères essentiels de l'histolyse pendant la métamorphose. (*Bull. Soc. d'Entom. de France*, n° 17 ; p. 301.)

1892. Antipa. Ueber die Beziehùngen der thymus zù den sogenannten Kiemenspaltenorganen bei Selachiern.

1903. Karl Basch. Beiträge zùr Physiologie ùnd Pathologie der thymùs. 1) Uber Aùschaltùng der Thymùsdrüse. (*Wiener Klinischer Wochenschrift.*)

1906. — Même publication dans : *Jahrbuch der Kinderheilkùnde.* Bd. LXIV ; H. : 2.)

1890. Bataillon. La dégénérescence musculaire chez les larves d'anoures et la phagocytose. (*Cr. Soc. Biol.* T. II, p. 137.)

1891. — Recherches anatomiques et expérimentales sur les métamorphoses des Batraciens anoures. (*Ann. de l'Un. de Lyon,* 1891, T. II.)

1891. — A propos du dernier travail de Metschnikoff sur l'atrophie des muscles pendant la transformation des Batraciens. (*Cr. Soc. Biol.* T. IV, p. 185.)

1892. — Quelques notes sur la phagocytose musculaire à propos de la réponse de M. Metschnikoff à ma critique. (*Cr. Soc. Biol.* T. IV, p. 282.)

1890-91. Baum. Die Thymusdrüse des Hùndes. (*Deutsch. Zeitschr. f. Thiermed,* 1890-91. XVII.)

1892. Beard. Uber die Entwickelùng der Kiementaschen ùnd Aortenbogen bei den *Seeschildkröten.* (*Anat. Anz.* Bd. VIII.)

1894. — The developement and probable function of the thymus. (*Anat. Anz.* Bd. IX.)

1900. — The source of the leucocytes and the true function of the thymus. (*Anat. Anz.* Bd. XVIII.)

1905. Bell (E. T.). The developement of the thymus. (*American Journal of Anatomy.* Vol. V, nº 1, p. 29 ; déc. 1905.)

1883. Born. Uber die Derivaten der embryonalen Schlùndbogen ùnd Schlùndspalten bei Saügethieren. (*Arch f. Mik. Anat.* Bd. XXII.)

1890. Capobianco. Della natura del corpuscoli di Hassal ; contribuzion alle conoscenze morfologiche del timo. (*Ball. d. Societ. dei Naturalisti di Napoli,* 1890. IV. — *Arch. de Biol. Ital.* T. XVII, fasc. 1, 1892.)

1908. Cheval (Max). Recherches sur les lymphocytes du thymus. (*Bibl. Anat.,* fasc. IV, T. XVII.)

1894. Chiari. Ueber Cystenbildùng in der Menschlichen Thymùs ; zùgleich ein Beiträg zùr Lehre der Dubois-chen Abscessen. (*Zeitsch. fur. Heilkunde,* XV.)

1906. Collin et Lucien. A propos de l'involution accidentelle du thymus. *XVe Congr. Intern. de Méd. de Lisbonne,* avril 1906.)

1882. Cooper (A.). Anatomy of the thymus gland. (*Trad. par Piqué et Tobin — Journal hebdomadaire.*)

1889. Cuénot. Etude sur le sang et les glandes lymphatiques. (*Arch. de Zoologie Expér.* 2e série, T. VII.)

1877. Dahms. Etude sur le thymus. (*Thèse présentée à Paris.*)

1901. Dimitrova (Mlle). Recherches sur la structure de la glande pinéale chez quelques Mammifères. (*Thèse de Nancy.*)

1909. Dominici et Faure-Beaulieu. Régression d'un sarcome de la gencive par évolution fibromateuse sous l'influence du rayonnement ultra-pénétrant du radium. (*Presse Médicale*, 30 janv. 1909, p. 77.)

1884-85. Dohrn. Studien zur Urgeschichte der Wirbeltiere. (*Mitth. d. Zoolog. Stah. zu Neapel*).

1902. Durante. Pathologie du muscle. (*Cornil et Ranvier*, 3e édition.)

1908. Dustin (A.-P.). L'origine et la signification des cellules « myoïdes » et « épithéloïdes » du thymus. (*Bull. de la Soc. R. des Sc. Méd. et Nat. de Bruxelles*, n° 5.)

1894. Eberth. Die Sarkolyse. (*Fertschr. Facult. Univ. Halle.*)

Ecker. Article : Blutgefässdrusen in Wagner's Handbuch der Physiologie.

1885. Fischelis. Beiträge zur Kentniss der Entwicklungsgeschichte der Gl. thyroïden und Gl. thymus. (*Arch. f. Mik. Anat.* XXV.)

1869. Fleischl. Uber den Bau einiger sogenannten Drüsen ohne Ausführungsgang. (*Sitzungberichte der K. Akad. des Wissenschaft ;* XV, 2te Abt.)

1885. Flemming. Zellvermehrung in den lymphoïden Drusen. (*Arch. für Mikr. Anat.* XXIV.)

1885. — Schlussbemerkungen über Zellvermehrung in den lymphoïden Drüsen. (*Arch. für Mikr. Anat.* XXIV.)

1901. Ghika (Ch.). Etude sur le thymus. (*Thèse présentée à la Faculté de Médecine de Paris.* Steinheil.)

1905. Glas. Zur Frage der Sarkolyse. (*Anat. Anz.* Bd. XXVI.)

1900. Godlewsky. Ueber die Kernvermehrung in den quergestreiften muskulosen Gewebes. (*Acad. des Sc. de Cracovie.*)

1900. Groschuff. Ueber das Vorkommen von Thymus segmenten der vierten Kiementaschen beim Meusch. (*Anat. Anzeiger.*)

1904. Guieysse. Quelques considérations sur la régression de la queue chez les têtards de *Bufo vulgaris*. (*Bull. Soc. Philomatique de Paris*, n° 3.)

1905. — Etude sur la régression de la queue chez les têtards de *Bufo vulgaris*. (*Arch. d'Anat. Micr.* T. VIII, p. 429.)

1891. Gulland. The developement of adenoïd tissue with special reference to the tonsils and thymus. (*Laboratory reports issued by the Royal College of Physicians of Edinburg.* 3e vol.)

1857. Gunsburg. Notiz über die geschichteten Körper der Thymus (*Zeitschr. f. Klin. Méd.* Bd. VIII.)

1891. Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten der Thymus bei der Regeneration der Blutkorperschen. (*Dorpat.*)

1891. Hansemann. Ein Beiträg zùr Enstehùng ùnd Vermehrùng der Leucocyten. (*Verh. der Anat. Ges. in München.*)

1905. Hammar (Aug.). Zùr Histogenese ùnd Involution der thymusdrüse. (*An. Anz.* N° 1. XXVII Bd. P. 23 et n° 2/3, p. 41.)

1905. Hammar. Uber Thymusgewicht und Thymuspersistenz beim Mensch. (*Anat. Gesell. Genève.*)

1905. — Ist die Thymùsdrùse beim *Frosch* ein lebenswichtigen Organ.? (*Pflügers Arch. für Gén. Phys.* Bd. CX.)

1907. — Uber die Natùr der kleinen Thymùszellen. (*Arch. für Anat. ùnd Phys. Anat.* Abt. III ùnd IV.)

1908. — Zùr Kentniss der Teleostier Thymùs. (*Arch. für. Mikr. Anat.* Bd. LXXIII.)

1831. Haugsted. Thymi in homine ac per seriem animalium descriptionis anatomicæ, pathologicæ et physiologicæ.

1832. — Evolution du thymus chez l'homme et les Mammifères. (*Arch. Gén. de Méd.* T. III.)

1887. Hermann et Tourneux. Sur l'évolution histologique du thymus chez l'embryon humain et chez les Mammifères. (*Cr. Soc. Biol.*)

1887. — Article « Thymus » du Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales.

1877. Hewson. Lymphatiques du thymus. (*Experimental Inquiry.*)

1846. Hill-Hassal. The microscopical Anatony of the human body in Health and Disease. (*London.*)

1860. His. Uber die Thymùsdrùse. (*Bale.*)

1862. — Beiträge zùr Kentniss der zùm Lymphsystem gehörigen Drüsen. (*Zeitschrift für Wissent. Zool.* Bd. X ùnd XI.)

1889. — Schlùndspalten ùnd Thymùsanlage. (*Arch. für. Anat. ùnd Entw. gesch.*)

1889. — Uber den Sinus cervicalis ùnd die Thymùsanlage. (*Arch. für Phys. ùnd Anat.*)

1889. Hoyer. Beiträge zur Kentniss der Lymph-Drüsen. (*Arch. f. Mikr. Anat.* Bd. XXXIV.)

1857. Jendrassik. Anatomische Untersùchùngen ueber den Baù der Thymùsdrùse. (*Académie des Sciences de Vienne.*)

1898. Johnstone. The thymus in the Marsupials. (*Linn. Soc. Journ. Zool.* Vol. XXVI.)

1909. Jonson (Arvid). Stùdien über die Thymùs Involution. Die akzidentelle Involution bei Hùnger. (*Archiv für Mikr. Anat. ùnd Entw.* Bd. LXXIII.), p. 390.)

1887. Kastschenko. Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei saügethieren. (*Arch. für, Mikr. Anat.* Bd. XXX.)

1887. — Das Schlùndspaltengebiet den *Hühnchen.* (*Arch. für Anat. ùnd Phys. Anat. Abteilùng.*)

1871. Klein. Die Thymùsdrüse. (*Stricker's Handbùch.*)

1898. — Neuere Arbeiten über die Glandula thymus. (*Centralblatt für. Allg. Path. ùnd path. Anat.*)

Kursteines. Epithelkörperchen ùnd Thymùsstrang beim Menschen. (*Korresp. Blatt of Schweizer Aerzte-Jafrg.* 30, nº 20.)

1900. — Note sur la présence de fibres musculaires striées dans la glande pinéale de quelques Mammifères. (*C. R. Soc. Biol. Paris.*)

1901. Nüsbaum und Prymak. Zùr Entwickelùng der lymphoïden Elemente der Thymus der knochenflschen. (*An. Anz.* Bd. XIX.)

1902. Nusbaum und Machowsky. Die Bildung der Concentrischen Körperchen ùnd die phagocytotischen Vorgänge bei der Involution der Amphibien Thymus nebst einige Bemerkùngen ueber die Kiemenreste ùnd Epithelkörper der Amphibien. (*An. Anz.* 1902, p. 110.)

1897. Otto. Beiträge zù Vergleichende Anatomie der Glandula thyroïdea und thymus der Saügethiere. (*Natùrf. Geseel. Fribourg.* Bd. X.)

1908. Parisot et Lucien. Etude anatomique et physiologique du thymus dans l'athrepsie. (*C. R. Soc. Biol.* 1908. Nº 15.)

1905. Pensa. Osservazioni sulla struttura del timo. (*An. Anz.* Bd. XXVII).

1888. Piersol. Uber die Entwickelùng der embryonalen Schlùndspalten mid ihre Derivate bei Saügethiere. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. XLVII.)

1893. Prenant. Recherches sur le développement organique et histologique des dérivés branchiaux. (*C. R. Soc. Biol. Paris.*)

1894. — Contribution à l'étude du développement organique et histologique du thymus, de la glande thyroïde et de la glande carotide. (*La Cellule,* t. X.)

1894. — Voir Traité d'anatomie de Poirier.

1894. — Sur deux sortes de cellules granuleuses chez les Reptiles. (*Journ. Int. d'Anat. et Phys.*, t. XI, fasc. 9.)

1894. — Les dérivés branchiaux chez l'Orvet. Note préliminaire. (*Arch. de Phys. norm. et pathol.*)

1896. — Sur la présence d'amas leucocytaires dans l'épithélium pharyngien et œsophagien d'*Anguis fragilis.* (*Bibl. Anat.*, nº 1.)

1896. — Sur le développement des glandes accessoires de la thyroïde et celui de la glande carotidienne. (*Anat. Anz.* Bd. XII.)

1896. Prenant. Notes cytologiques. Cristalloïdes dans la glande thymique du *Caméléon.* (*Arch. d'Anat. Micr.*, t. I.)

1898. — Sur les dérivés branchiaux des Reptiles. (*Bibl. Anat.*, fasc. 5.)

1903. — Prenant et Saint-Remy. Recherches sur le développement de dérivés branchiaux chez les Sauriens et les Ophidiens. (*Arch. de Biologie.* T. XX.)

1902. Prymak. Beiträge zùr Kentniss des feineren Baùes ùnd der Involvulion der Thymùsdrüse bei den Telesotiern. (*An. Anz.* Bd XXI, p. 164.)

1886. Rabl. Zùr Bildùngsgeschichte des Halses. (*Prag. Med. Woch.*)

1889. Liesner. Ein Beiträg zùr Kentniss der Kiemenspalten ùnd ihre Anlagen bei Amnioten-Wirbelthieren. (*Dorpat.*)

1899. Lochte. Zùr Kentniss der epithelialen Umwandlùng der Thymus. (*Centralblatt. f. Algem. Path. un path. Anat.*)

1811-1812. Lucae. (A.) Anatomische Untersùchùngen der Thymus in Menschen ùnd Thieren. (*Francfùrt-am-Main.*)

1887. Mahl. The branchial clefts of the dog with special reference to the origine of the thymus gland. (*Trav. du lab. de biol. de John's Hopkins University.* Vol. VI.)

1887. — Entwickelùng der Branchialbogen ùnd Spalten beim Hühnchen. (*Arch. für Anat. ùnd Entwickel.*)

1907. Marcus (Harry). Ueber die Thymus Lebenslaùf einer Thymuszelle. (*Verh. der Anat. Ges.* 21 *Versamml. Würzhbùrg* 24-27, IV, 1907, *et Anat. Anz.* 1907, p. 237.)

1885. Maurer. Schilddrùse ùnd Thymùs der Téléostier. (*Morph. Jahrb.*, XI.)

1888. — Schilddrùse, Thymus ùnd andere Schlùndspaltenderivate bei der *Eidechse.* (*Morph. Jahrb.*, XXVII.)

1899. — Schilddrùse, Thymùs ùnd sonstige Schlùndspaltenderivate bei *Echidnæ.* (*Jenaïsche Denkschr. VIte session Zoologische Forschùngsreisen.* III.)

1888. Mayer. Zùr Lehre von der Schilddrüse ùnd Thymus beim Amphibien (*Anat. Anz.*).

Mercier. *Arch. de Zool. exp. et comp.*

1892. Metschnikoff. Atrophie des muscles pendant la transformation des Batraciens. (*Annales de l'Institut Pasteur,* t. VII, p. 429.)

1892. — Réponse à la critique de Bataillon au sujet de l'atrophie musculaire des têtards. (*C. R. Soc. Biol.*, t. IV.)

1892. — Sur la phagocytose musculaire. (*Centralblatt. Bact. Parasit. Bol.* XII, p. 294.)

1899. — Etude sur la résorption des cellules. (*Annales de l'Institut Pasteur.* T. XIII.)

1886. Meuron (de). Développement du thymus et de la thyroïde. (*Arch. des Sc. phys. et nat., et Recueil Zool. Suisse*, t. III.)

1908. Mietens (H.). Zùr Kentniss der Thymusreticulum ùnd seiner Beziehùngen zù dem der Lymphdrüsen, nebst einigen Bemerkùngen über die Winterschalfdrüse (*Jenais. Zeit. f. Natürwiss.* Bd XLIV, 1 Heft).

1885. Monguidi. Sulla ghiandola timo. Ricerche die Anatomia normale. (*Parma.*)

1908. Nathan (Marcel). La cellule de Kùppfer. Ses réactions expérimentales et pathologiques. (*Thèse présentée à Paris.*)

1896. Nicolas. Recherches sur les vésicules à épithélium cilié annexées aux dérivés branchiaux. (*Bibl. Anat.*)

1897. — Nouvelles recherches sur les glandes parathyroïdes. (*Bibl. Anat.* N° 5.)

Ranvier. Note in « Frey Histology ».

1900. Roger et Ghika. Recherches sur l'anatomie normale et pathologique du thymus. (*Cong. Int. de Médecine de Paris et Journ. de Phys. et de Path. Gén.*)

1900. Roud. Contribution à l'étude de l'origine et de l'évolution de la thyroïde latérale et du thymus chez le *Campagnol.* (*Bull. de la Soc. Vaudoise des Sc. nat.* Vol. XXXVI.)

1907. Rudberg (Hans). Studien über die Thymus involution. (*Arch. f. Anat. ù. Physiol. Anat. Abt.* 1907. *Supplém. Band.*)

1891. Schaffer. Uber das Vorkommen eosinophiler Zellen in der Menschlichen Thymùs. (*Centralblatt. fur Med. Wiss.*)

1893. — Uber den feineren Baù der Thymùs ùnd deren Beziehung zùr Blùtbildùng. (*Acad. des Sc. de Vienne.*)

1894. — Uber die Thymùsanlage bei *Petromizon Planeri.* (*Acad. de Vienne.*)

1894. — Kritischer Bemerkùngen ùber einige neuere Thymùs arbeiten (*Intern. Monatschr. für Anat. ùnd Phys.*)

1909. — ùnd H. Rabl. — Das Thyreothymische System des Maùlwùrfs ùud der Spitzmaùs. (*Sitzungsb. d. Kaiserl. Akad. Wien. Math. Natürw.-Klasse.* Bd 117. Ab. III).

1909. Schaffer. Ueber Thymus ùnd Plasmazellen. (*Zentralbl. f. Physiologie.* Bd XXII, n° 26).

1885. Schedel. Zellvermehrùng in der Thymùsdrüse. (*Arch. f. Mikr. Anat.* Bd. XXIV.)

1899. Schumacher. Ueber Phagocytose ùnd die Abfùhr der Leucocyten in der Lymphdrüsen. (*Arch. f. Mikrosk. Anat.* Bd. LIV.)

1907. Schumacher (S. V.). *a*) Ueber das Glomus coccygeum des Menschen ùnd die Glomeruli caudales der Saügethiere. (*Anat. Anz. Erganzùngshefte* XXX Bd. 21e *Congrès Anat. Gesell. Würzbùrg, avril,* p. 172-178.)

Simon (Ch.). Anatomie de Poirier.

1845. Simon (John). A physiological essai on the thymusgland.

1907. Soulié et Verdun. Développement de thyroïde, du thymus et des glandes parathyroïdiennes chez le *lapin* et la *taupe.* (*Journ. d'Anat. et Phys.*)

1881. Stieda. Untersùchùngen über die Entwickelùng der Gland. thymus ; gl. thyroïdea ùnd gl. carotida. (*Leipzig.*)

1906. Stoerk. Ueber Chromreaktion der Glandula coccygea ùnd die Beziehùngen dieser Drüse zùm Nervus sympathicus. (*Arch. f. Mik. Anat.* Bd. LXIX. *Heft* 2. Nov. P. 322.)

1905. Stöhr. Uber die Thymùs. (*Sitzùngsber der physik Medicin. Gesellsch. Würzbürg,* 8 *juin.*)

1906. — Uber die Natùr der Thymùselementen. (*Anat. Hefte.* Bd. XXXI.)

Sultan. Beiträg zùr Involution der Thymusdrùse. (*Arch. f. Path. Anat.*)

1898. Symington. *a*) The thymus in the Marsupialier. (*Journ. of Anat. and Phys.* 1898.)

b) Ueber thyroïdea gland, parathyroïd ùnd thymùs beim dreizehiegn *Faùlthier.* (*Arch. f. Anat. ù Phys. Suppl.* Bd. 1897.)

Symonowicz.

1898. Thomé. Endothelien als Phagocyten. (*Arch. f. Mikr. Anat.* Bd. LII.)

1887. Tourneux et Verdun. Evolution hystologique du thymus chez l'embryon humain et chez les Mammifères. (*Soc. Biol.*)

1896. — Les premiers développements des glandules parathyroïdiennes. chez l'homme. (*Soc. Biol.*) (*Idem en* 1897.)

1897. — Sur les premiers développements de la thyroïde, du thymus et des glandes parathyroïdiennes cehz l'homme. (*Journ. d'Anat. et Phys.* Bd. XXX.)

1885. Van Bemmelen. Vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. (*Mitt. Zool. Inst. Neapel.* Bd. VI.)

1886. — Die Visceraltasche und Aortbogen bei Reptilien ùnd Vögeln. (*Zool. Anz.* Bd. IX.)

1887. — Die Halsgegend der Reptilien. (*Zool. Anz.* Bd. X.)

1888. — Beiträge zùr Kentniss der Halsgegend der Reptilien. (*Beidragen Dierkunde. Amsterdam.*)

1889. — Over de Kieuwspalten en hare overblyfsels by de *Hagedissen* (*Nederl. tydschr. voor gences kunde.*)

1903. Van Bemmelen. Uber die Entwickelùng der Kiementaschen ùnd der Aortbogen bei den *Seeschildkröten ;* ùntersùcht an Embryonen von *Chelonia veridis.* (*Anat. Anz.* Bd. VIII.)

1898. Ver Eecke (A.). Structure et modifications fonctionnelles du thymus de la *Grenouille.* (*Bull. de l'Acad. Royale de Belgique.* 28 *janv.*)

1899. — Nouvelle contribution à l'anatomo-physiologie du thymus chez la *Grenouille.* (*Annales de la Soc. de Médecine de Gand. Juill.*)

1856. Verneuil. Globules épidermiques dans le thymus. (*Soc. Biol.*)

1890-1891. Waldeyer. Die Rückbildùng der thymus. (*Acad. Sciences. Berlin* 1890. *Congrès de l'Anat. Gesellschaft. Munich,* 1891.)

1904. Wallisch. (*Arch. f. Mikrosk. Anatom.*)

1883. Watney. The Minute anatomy of the thymus. (*Philosophical transactions. London.*)

1901. Weidenreich. Die Bedeùtùng der oesinophilen Leucocyten ueber Phagocytose und die Enstehùngvon Riesenzellen. (*An. Anz.*)

1907. R. Weissenberg. Ueber die quergestreiften Zellen der thymus. (*Arch. f. Mikrosk. Anat.* Bd. LX2*te* H., X, p. 193.)

1908. Weymeersch. Lésions du thymus obtenues à la suite d'injections d'un sérum thymotoxique. (Deuxième note). (*Bull. Soc. Royale des Sc. Nat. et Méd. de Bruxelles.* N° 10.)

1908. — Contribution à l'étude des fonctions du thymus. (*Bull. Soc. Royale des Sc. nat. et Médic. de Bruxelles.* N° 2.)

1885. Zoja. Sulla permanenze della glandola timo nei fanciulli e negli adolescenti. (*Bolletino. Scient. VII.* N° 1 *et Revist. Just. Lombard. Mars.*)

EXPLICATION DES PLANCHES

Signes et abbréviations employés

cap. : capillaire.
cap. dég. : capillaire dégénéré.
cav. cil. : cavité ciliée.
c. cj. : cellule conjonctive.
c. cil. : cellule ciliée.
c. ep. : cellule épithéloïde.
c. ep. dég. : cellule épithéloïde dégénérée.
c. ge. : cellule géante.
c. gr. : cellule granuleuse.
c. mu. : cellule muqueuse.
c. my. : cellule myoïde.
c. my. ep. : cellule myo-épithéloïde.
c. my. dég. : cellule myoïde dégénérée.
Hem. : hématies.
Hem. deg. : hématies dégénérées.
Leuc. : leucocyte.
p. c. th. : petite cellule thymique.

PLANCHE III

Fig. 1. Thymus de *Coronella lævis :* Fix. : liq. Flemming. Coloration safranine et vert lumière. Grossiss. : × 700. Au milieu des petites cellules thymiques s'aperçoit une traînée de cellules myo-épithéloïdes à différents stades de leur évolution. Ces cellules pa-

raissent provenir du capillaire en voie de dégénérescence que l'on peut voir dans le haut de la figure. Les cellules épithéloïdes les plus jeunes sont fusiformes, groupées les unes contre les autres, à protoplasme encore peu abondant, à noyau vésiculeux peu chromatique pourvu d'un gros nucléole. A mesure que ces cellules avancent dans leur évolution, elles s'éparpillent, s'isolent, deviennent sphériques et prennent une teinte de plus en plus foncée.

FIG. 2. Même objet. Même fixation, même coloration, même grossissement. Un amas de cellules épithéloïdes groupées en « corps de Hassal ». Remarquer l'état de chromolyse assez accentué des noyaux. Dans le corps de Hassal se trouvent des débris d'érythrocytes. En bas, vers la gauche, une cellule épithéloïde vésiculeuse en renferme également. En haut, vers la gauche, une petite cellule épithéloïde est pourvue de prolongements étoilés.

FIG. 3. Thymus de *Trogonophys :* Flemming, vert lumière, safranine × 1200. Grande cellule géante pourvue vers la gauche d'une sorte d'appendice protoplasmique. Vers la droite, sphérule chromatique pycnotique.

FIG. 4. Thymus de *Tropidonotus natrix* (Eté) : Flemming, safranine vert lumière. × 700.

Cette préparation montre l'envahissement du thymus par les cellules granuleuses. Vers la gauche, on voit les cellules granuleuses massées dans la gaine conjonctive périphérique. Plus à droite, les cellules granuleuses ont pénétré dans le tissu thymique et se sont mêlées aux petites cellules. Certaines de ces cellules granuleuses paraissent désagrégées, leurs granulations se répandent dans le thymus. En haut et à droite, on aperçoit 3 petits capillaires entourés par une gaine conjonctive commune. Un grand nombre de cellules granuleuses pénètrent dans le thymus le long de l'espace ménagé entre les capillaires et cette gaine.

FIG. 5. Thymus de *Callopeltis Æsculap :* Longue cellule myo-épithéloïde binuclée en voie de dégénérescence graisseuse. Vers la droite se remarquent encore quelques striations tranversales très effacées.

Fix. Flemming. Color. Fuchsine Magenta picro-carmin d'indigo. × 1.200.

FIG. 6. Même objet. Deux cellules épithéloïdes en voie de dégénérescence graisseuse. Le noyau de la cellule de droite est presque en pycnose. A côté des fines granulations osmiophiles se voient quelques grains fuchsinophiles (granula ?).

FIG. 7. Même objet. Même grossissement. Une cellule myoïde. La striation fibrillaire longitudinale est visible dans toute la cellule. La striation transversale, peu nette vers la gauche, est très nette vers la droite. Les disques biréfringents sont souvent groupés en tétrade. On n'aperçoit pas de disques Z.

FIG. 8. Même objet. Même grossissement. Une cellule myoïde binucléée. La striation longitudinale est encore bien visible. La striation transversale est déjà très effacée et devient irrégulière vers la droite. Pas de disque Z. Début de dégénérescence graisseuse du sarcoplasme.

FIG. 9. Même objet et même grossissement. Coloration ; safranine, vert lumière. Une cellule myo-épithéloïde. La striation transversale très incomplète et localisée à la périphérie du cytoplasme dans la partie supérieure de la cellule, devient complète en bas. Les disques Z se dessinent légèrement dans cette région. Remarquer toujours le noyau vésiculeux, peu chromatique, pourvu d'un gros nucléole.

FIG. 10. Même objet, même grossissement, même coloration. Autre cellule myo-épithéloïde dont la partie supérieure commence à présenter des signes de dégénérescence graisseuse.

FIG. 11. Même objet. Même grossissement. Coloration, Magenta-picro-carmin d'Indigo. Une cellule myoïde sphérique (type III de WEISSENBERG). Remarquer la disposition concentrique des myofibrilles, la dislocation des corpuscules biréfringents, la condensation protoplasmique vers le centre la cellule.

FIG. 12. Même objet. Même grossissement. Coloration : safranine, vert lumière. Cellule du même type que celui représenté figure 11, mais dépourvue de disques biréfringents. Même

(1) Tous les dessins ont été faits à la chambre claire de Zeiss-Abbe. Les objectifs employés étaient les nos 3, 5, 7, 1/12 im. homog. et 1/16 homog. de Leitz avec oculaires simples ou de compensation.

concentration du protoplasme autour du noyau. Remarquer les fines fibrilles collagènes qui hérissent la surface de cette cellule.

FIG. 13. Même objet. Même grossissement. Coloration Magenta-picro-bleu. Une cellule épithéloïde pourvue d'un long prolongement cytoplasmique.

FIG. 14. Même objet, même grossissement. Color. : Safranine vert-lumière. Enorme cellule épithéloïde en chromolyse et en dégénérescence graisseuse. Cette cellule se trouve appliquée contre un capillaire flétri.

FIG. 15. Même objet. Même grossissement. Même coloration que pour la fig. 14. Une cellule épithéloïde en dégénérescence. Condensation considérable du cytoplasme qui est devenu très opaque. Débuts de pycnose du noyau.

FIG. 16. Même objet. Même grossissement. Cellule épithéloïde entourée de petites cellules conjonctives qui semblent faire corps avec elle. Remarquer l'analogie qui existe entre le noyau de la cellule épithéloïde et les noyaux des cellules conjonctives.

PLANCHE IV

FIG. 17. Thymus de *Tortue grecque*. Fix. Flemming. Coloration : Flemming, gentiane, safranine orange G. × 700.

Un amas de cellules myo-épithéloïdes.

A remarquer : 1° Le groupement de ces cellules en traînées présentant des ramifications ;

2° La différence très nette qui existe entre les noyaux des cellules myo-épithéloïdes et les noyaux des petites cellules thymiques (*p. e. th.*) dont quelques-unes seulement ont été représentées ;

3° La grande diversité d'aspect des cellules myo-épithéloïdes. En haut : grandes cellules claires à cytoplasme grenu. Au milieu, fibres striées (*cel. my.*). Vers la droite cellules en dégénérescence, de forme sphérique, à cytoplasme très opaque, à noyaux pycnotiques. A gauche, en bas, cellules jeunes, fusiformes, à cytoplasme peu abondant, pénétrant dans le tissu thymique dont les éléments n'ont pas été représentés.

FIG. 18. Même objet. Même coloration. × 1800 environ. Une cellule myoïde (type I de Weissenberg). Situation excentrique du noyau. Fissuration longitudinale de l'axe sarcosplasmique au voisinage du noyau. Striation transversale très régulière. Présence indiscutable de disque Z. Certains disques Q seulement présentent en leur milieu une strie plus claire.

FIG. 19. Même objet. × 1000. Même coloration. Une cellule myoïde en dégénérescence. Forme globuleuse ; grande opacité du cytoplasme. Disparition à peu près complète de la striation concentrique. Pas de disque Z. Aspect homogène et disposition très irrégulière des disques Q. Chromolyse nucléaire.

FIG. 20. Même objet. Même grossissement. Même coloration. Une cellule myo-épithéloïde. La cellule épithéloïde est pourvue de deux prolongements myoïdes, l'un mince, l'autre plus épais. Striation fibrillaire concentrique du corps cellulaire ; striation fibrillaire longitudinale des prolongements ; striation transversale de ces prolongements ; la striation musculaire est très complète dans le fin prolongement (disque Z, disque Q gentianophiles), beaucoup plus incomplète dans le gros prolongement (pas de disque Z, disques Q peu visibles, irréguliers, peu gentianophiles).

FIG. 21. Même objet. Même fixation. Même coloration. × 1200. Quatre cellules épithéloïdes groupées en *corps de Hassal*. Seule la cellule centrale présente une structure fibrillaire concentrique.

FIG. 22. Même objet. Même coloration. Même fixation. × 700. Un amas de cellules épithéloïdes groupées autour d'une cavité centrale, renfermant quelques petites cellules thymiques. Cette cavité semble être bordée vers la gauche par une sorte de cuticule différenciée par les cellules épithéloïdes. Ces dernières, assez nettement délimitées les unes des autres dans le haut de la figure, paraissent former vers le bas un véritable syncitium. En bas, vers la droite, ce syncitium se disloque sous la poussée des petites cellules thymiques.

FIG. 23. Même objet. Même coloration et fixation. × 1400. Immense cellule géante.

FIG. 24. Thymus d'*Orvet* jeune. Fix. Flemming. Color. safranine. Formation kystique intrathymique. Ce kyste est bordé par de grandes cellules plates (cellules épithéloïdes) dont certaines ont différencié une bordure ciliée très irrégulière. Le kyste est entouré de toute part par les petites cellules thymiques ; il renferme des éléments cellulaires — probablement des leucocytes — dont beaucoup sont dégénérés : le kyste renferme également plusieurs cellules géantes bourrées de granulations brunâtres sans doute hématiques.

FIG. 25. Même objet. Même fixation. Même coloration. Même grossissement. Paroi d'un kyste de plus petites dimensions, montrant les cellules épithéloïdes ciliées. Pas de corpuscules basaux visibles par cette méthode.

FIG. 26. Thymus d'*Hemidactylus turcicus*. Fix. Flemming. Color. : safranine. × 1200. Une grande cellule myo-épithéloïde plurinucléée. La cellule est remplie d'un système complexe de grosses fibrilles tortueuses, s'enroulant en écheveau, coupées ici transversalement, là tangentiellement par le rasoir.

FIG. 27. Même objet. Même grossissement. Grande cellule géante bourrée de granulations, dont les plus grosses sont contenues dans des vacuoles ; ce plasmode a englobé complètement une petite cellule épithéloïde plus grande qu'il s'apprête vraisemblablement à phagocyter.

FIG. 28. Même objet. Une petite cellule épithéloïde pourvue d'un prolongement cytoplasmique. Comparer à la fig. 13.

FIG. 29. Même objet. Une cellule épithéloïde binuclée à striation concentrique (corps de Hassal de VER EECKE). Remarquer à la périphérie de cette cellule l'existence d'un noyau pycnotique.

FIG. 30. Même objet. Une cellule épithéloïde binucléée avec kyste *intra*-cellulaire : une ciliation grossière semble s'être développée en un point du kyste : partout ailleurs celui-ci est limité par une fine zone cuticulaire.

FIG. 31. Même objet. Une petite cellule épithéloïde binucléée à cytoplasma homogène. Remarquer la forme de cette cellule et les prolongements qui en partent.

PLANCHE V

FIG. 32. Thymus de *Tortue grecque* sacrifiée au mois de mai. Capillaire en voie de régression. Au centre, amas d'hématies plus ou moins dégénérées. L'endothélium vasculaire et la gaine conjonctive interne ont disparu. Les quelques noyaux en pycnose que l'on trouve au voisinage des hématies proviennent vraisemblablement de petites cellules thymiques surprises lors de la formation du capillaire et dégénérées dans la suite. Autour de l'amas hématique central se voient quelques cellules granuleuses à granulations acidophiles et sidérophiles. La gaine conjonctive périphérique est en voie de transformation en cellules épithéloïdes. Au voisinage immédiat du vaisseau, les cellules sont en rapport avec des fibrilles conjonctives qui ont déjà partiellement perdu leur pouvoir de fixation de la fuchsine acide.

Remarquer que toutes les cellules épithéloïdes, étant encore jeunes, sont fusiformes, claires, à gros noyau vésiculeux et ne présentent pas encore de striation.

Fix. ; liquide de Bouin. Coloration : Hématoxyline au fer, fuchsine picrique de Van Gieson. × 900.

FIG. 33. Thymus de *Tropidonotus natrix*. Cellules granuleuses. A l'intérieur d'un capillaire se voient quatre cellules granuleuses. Dans leur cytoplasme bourré de très fines granulations acidophiles, se développent de très grosses granulations basophiles. Au-dessus du capillaire, vers la gauche, une cellule granuleuse complètement basophile, située au milieu des cellules thymiques.

Fix. ; Flemming. Color. ; Magenta, picro-bleu. × 900.

FIG. 44 à 41 *b*. Thymus de *Lacerta viridis*, adulte sacrifié en septembre. Fix. : liquide de Bouin. Coloration : Méthode de Prenant ; hématoxyline au fer, éosine, vert lumière. × 800

FIG. 34. Une cellule épithéloïde à striation concentrique se rattachant à une traînée de cellules conjonctives. Remarquer la coloration verte caractéristique de la cellule épithéloïde et l'identité des noyaux de la cellule épithéloïde et des cellules conjonctives.

FIG. 35. Un amas de cellules épithéloïdes groupées en « corpuscules de Hassal » autour d'un capillaire dégénéré. Au centre, débris avec noyaux en pycnose, de la couche conjonctive interne du capillaire. En bas, vers la gauche, une cellule granuleuse sidérophile située au milieu de petites cellules thymiques. Remarquer la fine cuticule qui délimite les cellules épithéloïdes du côté de la cavité centrale.

FIG. 36. Une mitose dans un groupe de jeunes cellules épithéloïdes. Plus bas, une cellule granuleuse acidophile.

FIG. 37. Paroi d'un petit capillaire. De droite à gauche, se voient ; un globule rouge, l'endothélium très aplati : une tunique conjonctive : trois cellules en voie de transformation en cellules épithéloïdes : quelques petites cellules thymiques.

FIG. 38. Une cellule épithéloïde en dégénérescence kystique. Le noyau est en chromolyse. Cette cellule est en rapport avec un petit capillaire flétri. En haut, à gauche, elle envoie deux prolongements dont l'un s'anastomose avec le cytoplasme d'une cellule conjonctive.

FIG. 39. Une cellule épithéloïde binucléée en dégénérescence kystique.

FIG. 40. Dégénérescence kystique moins avancée.

FIG. 41. Cellule épithéloïde avec kyste intracellulaire partiellement cilié. Le kyste parait délimité par une mince cuticule. Pas de corpuscules basaux visibles. Au centre du kyste, globule de substance muqueuse ou collagène (?).

FIG. 41 *b*. Une cellule épithéloïde kystique renfermant des grumeaux fortement colorés par le vert lumière (mucus ou collagène ?).

FIG. 42 à 45. Thymus de *Vipera aspis* (juin). Fixation : liquide Flemming. Colo. : Prenant. ×1200.

FIG. 42. Rapports d'une cellule étoilée conjonctive avec les cellules épithéloïdes d'un corpuscule concentrique.

FIG. 43. Une grande cellule myoïde bifurquée à son extrémité supérieure. Situation excentrique du noyau. Striation simple sans raie Z ni strie claire dans le disque Q. Près du noyau, aspect de striation en spirale dû à la discordance des plans de striation des deux faces de la cellule.

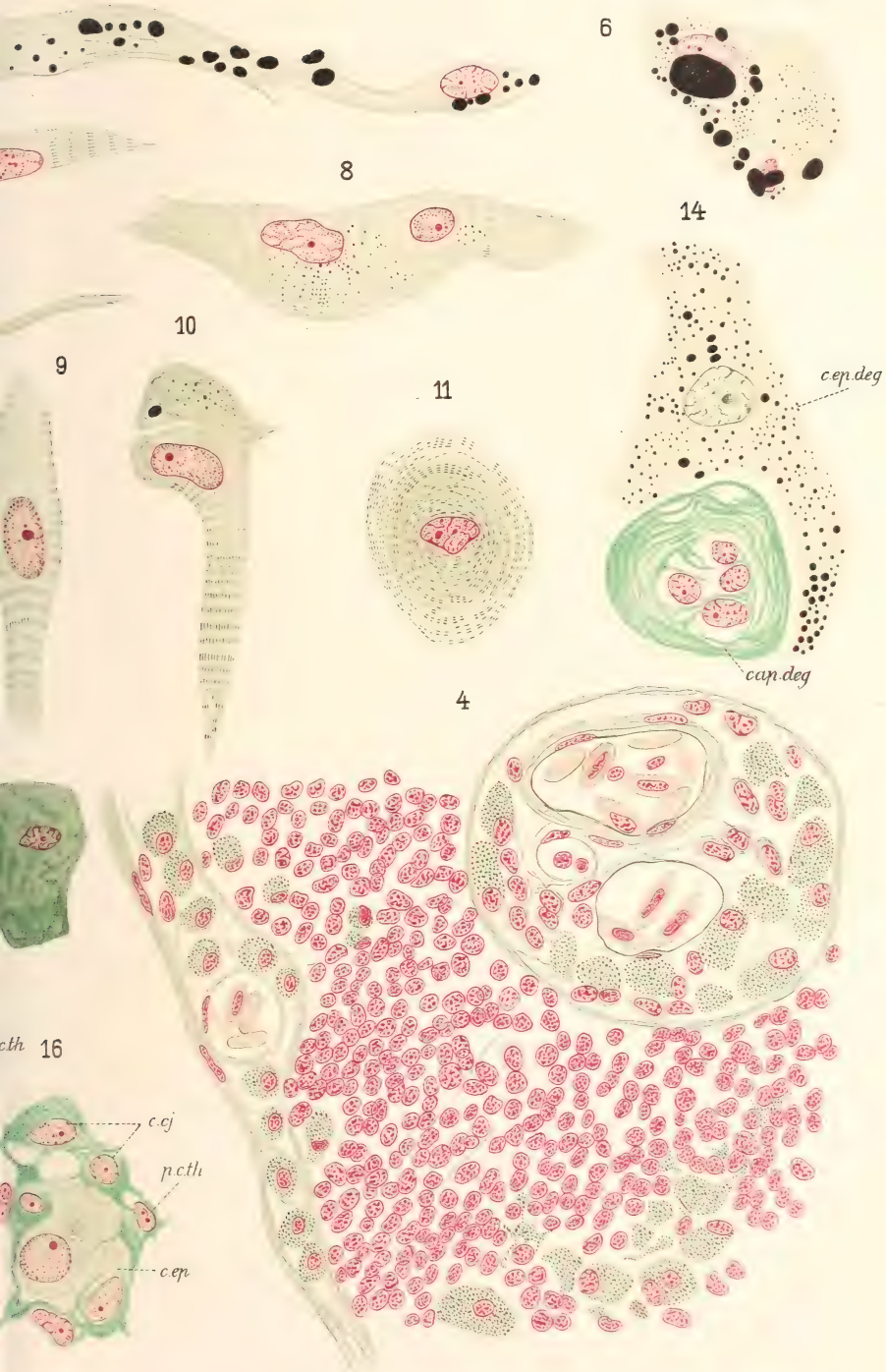
FIG. 44. Un groupe de cellules myo-épithéloïdes. Au centre de la figure, trois cellules formant en s'anastomosant une sorte de réseau. A droite, une grande cellule à striation très irrégulière, et une cellule globuleuse, opaque, à striation partielle (Forme III de Weissenberg. Stade de dégénérescence.)

FIG. 45. Distribution des cellules myo-épithéloïdes autour d'un capillaire en voie de régression. Ces cellules s'anastomosent par leurs extrémités. Elles présentent une striation transversale très irrégulière et irrégulièrement répartie. Certaines cellules épithéloïdes s'anastomosent avec des cellules conjonctives (*c. cj.*). Cette figure montre nettement les différences qui existent entre les noyaux des petites cellules thymiques (*p. c. th.* et les noyaux des cellules conjonctives (*c. cj.*) ou myo-épithéloïdes (*c. my. cp.*).

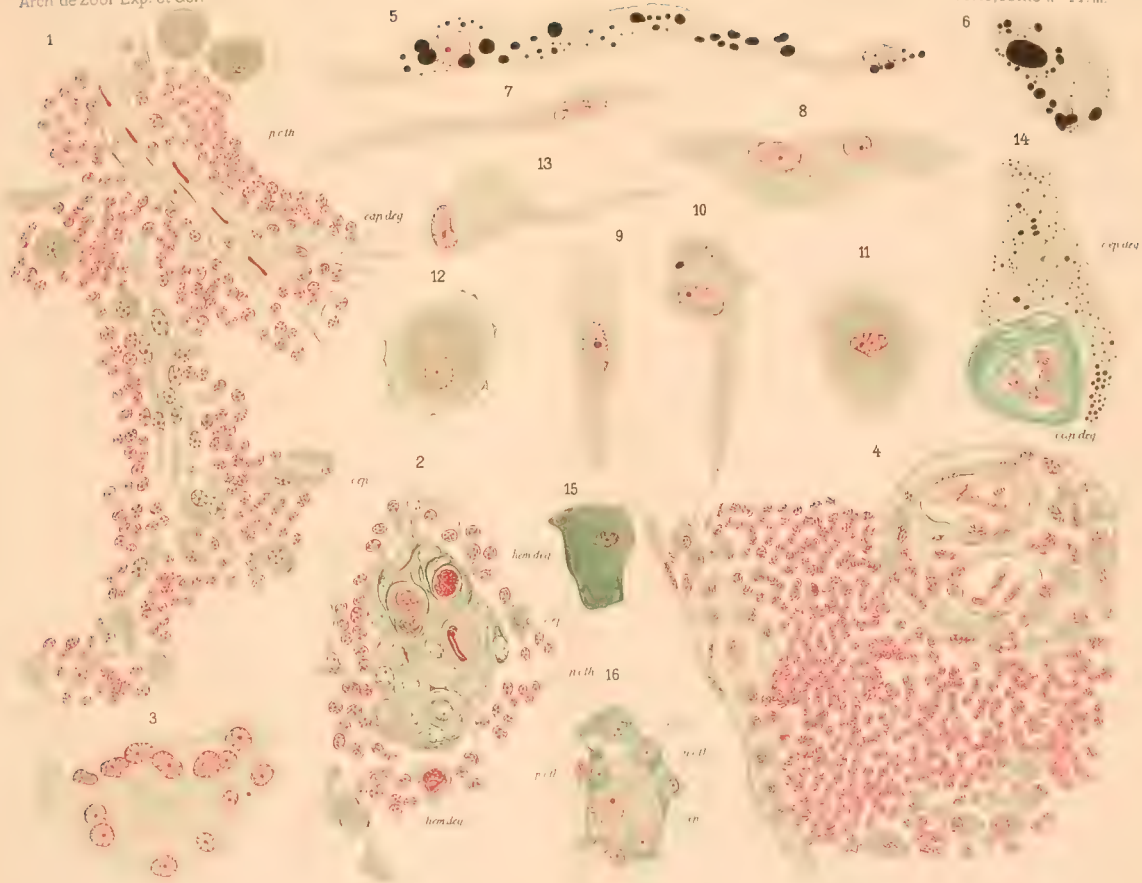
Bruxelles, le 25 *décembre* 1908.

Dustin del.

LE THYMUS



Werner & Winter, Frankfurt a/M. lith.



Dustin del.

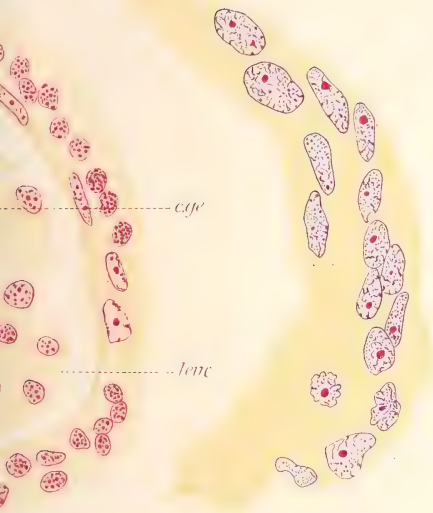
Werner & Winter, Francfort s/M lith

LE THYMUS DES REPTILES

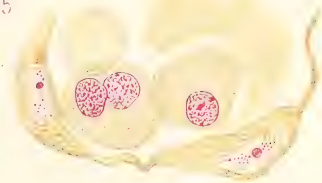
Dustin del.

LE THYMUS

23

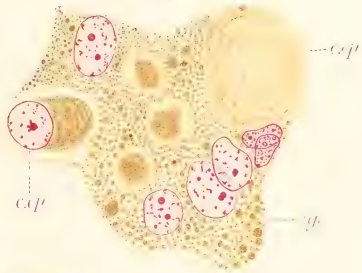


25

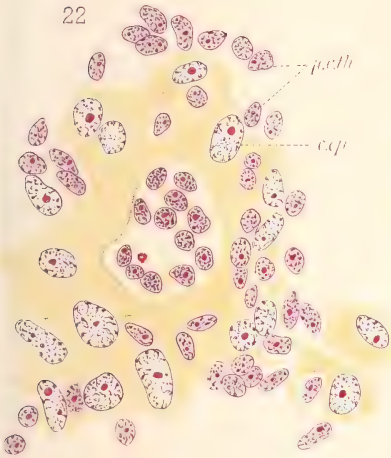


29

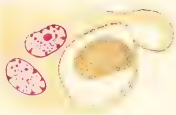
27



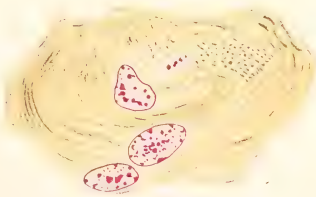
22



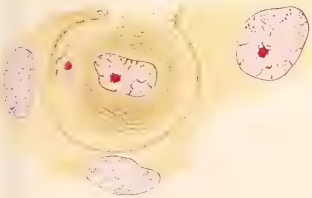
30



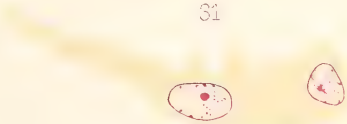
26



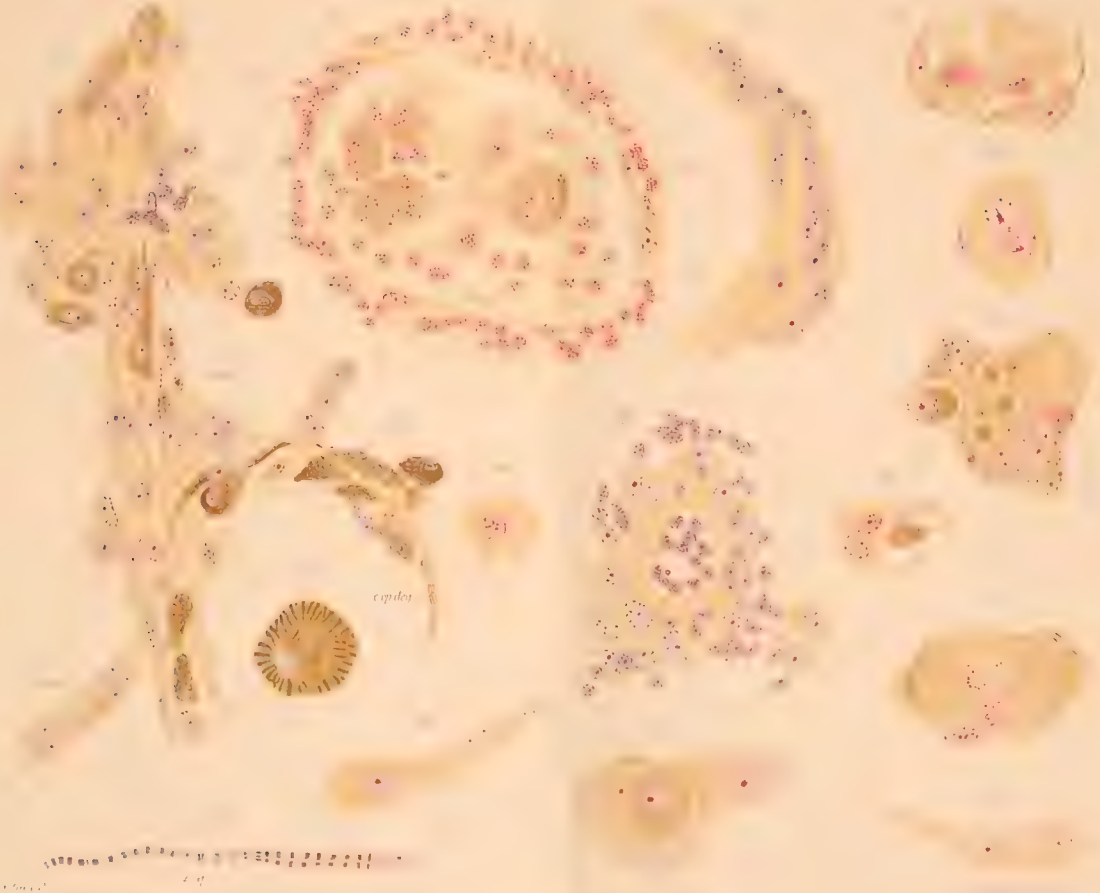
21



31



REPTILES



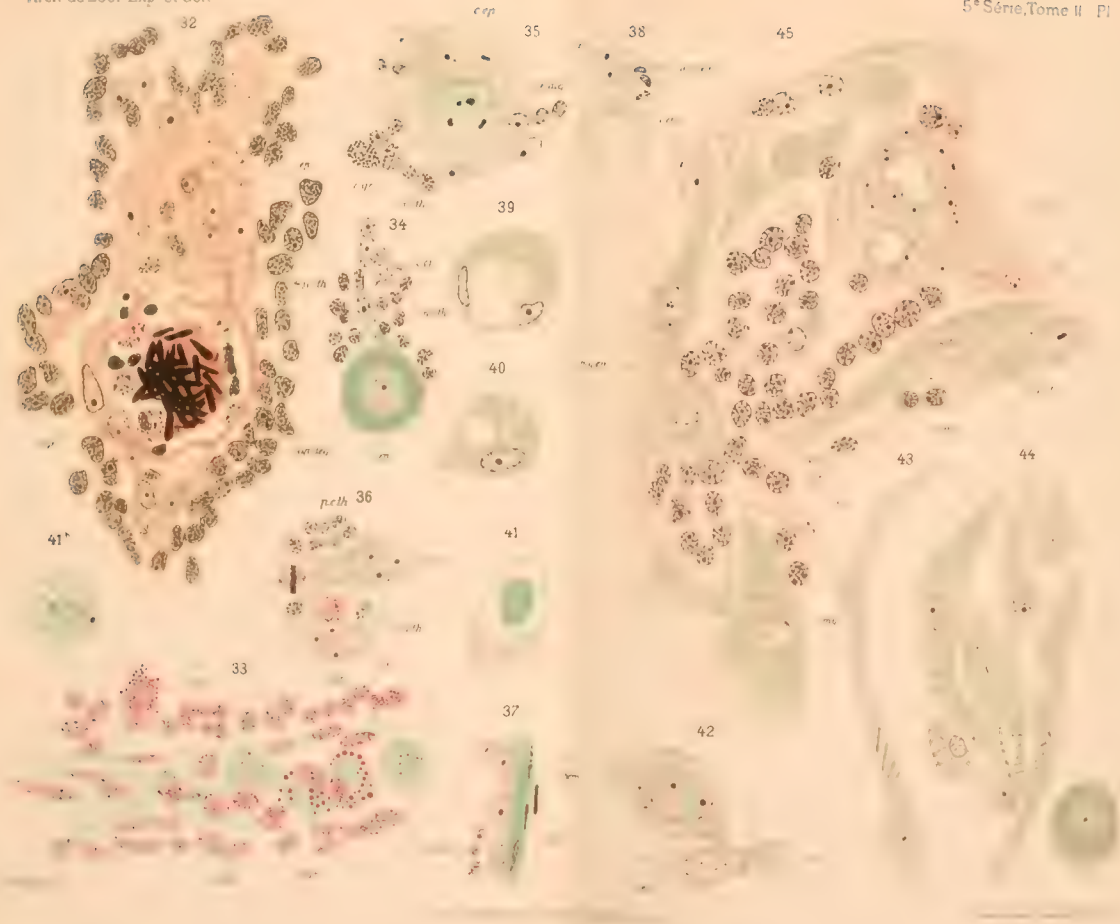
LE THYMUS DES REPTILES

Instin del.

LE THYMUS

REPTILES

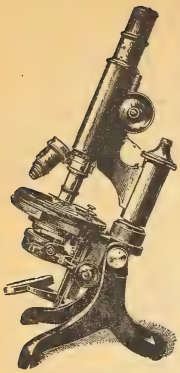
Werner & Winter, Francfort s/M. lith.


32
35
38
45
39
34
40
43
44
p.c.th 36
41
41
33
37
42

On peut se procurer à la librairie Reinwald, 61, rue des Saints-Pères, Paris-vi^e, les mémoires isolés à partir du tome I de la 4e série jusqu'au tome VII. Ceux parus dans les tomes VIII et suivants sont mis en vente à la librairie A. Schulz, 3, place de la Sorbonne, Paris-v^e. Voici le prix pour ceux parus dans les tomes I, II et III :

	Prix fr.	c.
P. BOUIN et P. ANCEL. — Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. 87 p., 4 fig., 3 pl. doubles dont deux en couleurs (1903)...	9	»
P. BOUIN. — Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*. 34 p., 2 pl. dont une double (1905).....	4	50
P. BOUIN et P. ANCEL. — La glande interstitielle du testicule chez le Cheval. 44 p., 1 pl. simple en couleurs et 2 doubles en couleurs (1905).....	7	»
L. BOUTAN. — Les perles fines Leur origine réelle. 44 p., 7 fig., 1 pl. double (1904).	4	50
L. BRASIL. — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. 165 p., 24 fig., 5 pl. dont deux en couleurs (1904).....	12	»
L. BRASIL. — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. 22 p., 2 fig., 1 pl. simple (1905).....	2	»
E. BUGNION et N. POPOFF — La spermatogénèse du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm.). 51 p., 4 pl. doubles (1905).....	10	»
G. CHICHKOFF. — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy 9 pl., 1 pl. (1903).....	1	25
L. CUÉNOT. — L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes. 15 p., 1 pl. double en couleurs (1905).....	2	50
Y. DELAGE. — Sur les mouvements de torsion de l'œil. 36 p., 1 fig., 5 pl. doubles (1903).....	6	50
Y DELAGE. — Élevage des larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*. 16 p., 12 fig., 1 pl. et : La parthénogenèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. 4 p. (1904).....	3	»
A. DRZEWINA. — Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. 194 p., 9 fig., 1 pl. double en couleurs (1905).....	9	50
L. FAUROT. — Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies. 42 p., 14 fig., 4 pl. (1903).....	6	50
J. GAUTRELET. — Les pigments respiratoires et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur. 143 p. (1903).....	4	50
F. GUITEL. — Descriptions comparatives des *Lepadogaster bimaculatus* Pennant et *microcephalus* Brook. 138 p., 11 fig., 1 pl. en couleurs (1904)...	8	»
P. HALLEZ. — Observations sur le parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez *Bougainvillia*. 12 p., 1 pl. (1905).....	1	50
A. de KOROTNEFF. — Résultat d'une expédition zoologique au lac Baïkal pendant l'été de 1902. 26 p., 12 fig., 1 c. (1904).....	3	»
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites, avec la description des Diplopodes par H. W. Brölemann. 53 p., 24 fig. (1904).....	5	50
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Notes sur les Infusoires endoparasites. — I. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq parasite d'*Audouinia tentaculata*. — II. *Opalina saturnalis* Léger et Duboscq parasite de *Box boops* L. 20 p., 3 fig., 1 pl. (1904).....	2	50
P. MARCHAL. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. 80 p., 5 pl. doubles dont 4 en couleurs (1904).....	12	50
P. MITROPHANOW. — Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies. 27 p., 39 fig. (1903).....	5	»
S. MOTZ-KOSSOWSKA. — Contributions à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. — I. Hydraires gymnoblastiques. 60 p., 13 fig., 1 pl. double (1905).....	5	50
D.-N. VOINOV. — La spermatogénèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. 99 p., 6 fig., 5 pl. (1903).....	9	»

Pour les volumes suivants les prix des mémoires sont indiqués sur la couverture.



MICROGRAPHIE - BACTERIOLOGIE

E. COGIT & Cie

36, Boulevard Saint-Michel, Paris

CONSTRUCTEURS D'INSTRUMENTS ET D'APPAREILS POUR LES SCIENCES

Ateliers et Magasins d'expédition : 25, rue Denfert-Rochereau

Dépôt pour la France des Microscopes E. Leitz

Microtomes MINOT et Microtomes de toutes marques. — *Produits chimiques et colorants spéciaux pour la Micrographie et la Bactériologie.* — Dépôt des Produits de GRUBLER et Cie, de Leipzig. — Etuves à culture, Autoclaves, Installations complètes de Laboratoires, Milieux de cultures stérilisés. — Nouveaux appareils LATAPIE pour la séparation du Sérum du sang.

Nouvel appareil microphotographique COGIT

Téléphone 812-20

Impressions Artistiques

PHOTOTYPIE

J. BIENAIMÉ

REIMS

Illustration d'Ouvrages d'Art et de Science

Diplômes — Catalogues — Programmes

CARTES POSTALES

FONTENAY-AUX-ROSES (SEINE) — IMP. L. BELLENAND

XLIIe Volume N° 4 Septembre 1909

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET **E.-G. RACOVITZA**

PROFESSEUR ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

Tome II ✻ Numéro 4

M. ELMASSIAN

Une nouvelle Coccidie et un nouveau parasite de la Tanche,
***Coccidium Rouxi* nov. spec.,**
***Zoomyxa Legeri* nov. gen., nov. spec.**

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Prix : 6 francs
Paru le 15 Septembre 1909

Smithsonian Institution
OCT 11 1909

Les mémoires publiés dans les *Archives* paraissent isolément ; le volume sera donc composé d'un nombre variable de fascicules.

ARCHIVES

de

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale,** fondées en 1872 par Henri de Lacaze-Duthiers, comptent actuellement 42 volumes publiés qui sont en vente au prix de **50** francs le volume cartonné.

Le prix de l'abonnement pour un volume à partir de la 5e série est de :

50 francs pour Paris — **52** francs pour les départements et l'étranger.

Chaque volume comprend au moins 40 feuilles de texte illustrées de nombreuses figures et accompagnées de planches hors texte en noir et en couleurs. Il se compose d'un nombre variable de fascicules, plus quelques feuilles de **Notes et Revue.**

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale** forment, en réalité, deux recueils distincts dont les buts sont différents :

I. — Les **Archives** proprement dites sont destinées à la publication des mémoires définitifs étendus et pourvus le plus souvent de planches hors texte. Les volumes paraissent par fascicules, chaque fascicule ne comprenant le plus souvent qu'un seul mémoire.

II. — Les **Notes et Revue** publient de courts travaux zoologiques, des communications préliminaires et des mises au point de questions d'histoire naturelle ou de sciences connexes pouvant intéresser les zoologistes. Cette partie de la publication ne comporte pas de planches mais toutes les sortes de figures pouvant être imprimées dans le texte. Elle paraît par feuilles isolées, sans périodicité fixe, ce qui permet l'impression immédiate des travaux qui lui sont destinés.

L'apparition rapide, l'admission des figures et le fait que les notes peuvent avoir une longueur quelconque, font que cette partie des **Archives** *comble une lacune certaine parmi les publications consacrées à la Zoologie.*

Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirages à part de leurs travaux (brochés sous couverture spéciale avec titre, s'il s'agit de mémoires parus dans les **Archives** proprement dites). Ils peuvent en outre s'en procurer un nombre plus considérable à leur frais, d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	1 feuille
Les 50 exemplaires.....	**5** fr.	**7** fr. **50**	**10** fr.
Couverture avec titre, en sus.....	**5** fr.	**5** fr.	**5** fr.

A ce prix il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu. Ce prix varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. A titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivant comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en photocollographie ou lithographie, tirage en une seule teinte. **10** fr.

Planche gravée sur cuivre ou lithographie en plusieurs teintes..... **20** fr.

Les travaux destinés à servir de thèses de doctorat sont reçus aux mêmes conditions que les travaux ordinaires.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

Les articles publiés dans les **Notes et Revue** peuvent être rédigés en **français,** en **allemand,** en **anglais**, ou en **italien ;** ils sont rémunérés à raison de **10** centimes la ligne. *Pour faciliter l'impression correcte des notes en langues étrangères, il est recommandé d'envoyer à la place du manuscrit une copie à la machine à écrire.*

Les travaux destinés aux **Archives de Zoologie expérimentale** et aux **Notes et Revue** doivent être envoyés à l'un des Directeurs :

M. G. Pruvot, Laboratoire d'anatomie comparée, Sorbonne, Paris-ve ;
M. E. G. Racovitza, 112, boulevard Raspail, Paris-vie.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série. Tome II, p. 229 à 270, pl. VI et VII.
15 Septembre 1909

UNE NOUVELLE COCCIDIE
ET
UN NOUVEAU PARASITE
DE LA TANCHE

COCCIDIUM ROUXI nov. spec.
ZOOMYXA LEGERI nov. gen. nov. spec.

PAR

Dr M. ELMASSIAN

Ex-Délégué de l'Institut Pasteur en Amérique du Sud (Paraguay)

AVANT-PROPOS 230
MATÉRIEL ET MÉTHODES DE RECHERCHES 231
COCCIDIUM ROUXI 233
Evolution de la Coccidie (p. 233). Schizogonie et mérozoïtes (p. 234). Microgamétocytes (p. 237). Polymorphisme des microgamètes (p. 240). Macrogamètes (p. 242). Copula et oocyste (p. 243). Kyste et sporocyste (p. 244).
Siège d'infection et lésions intestinales 246
ZOOMYXA LEGERI 249
Etat végétatif p. 249). Génération (p. 252). Schizogonie multiple (p. 252). Evolution sexuelle (p. 258). Micro-et macrogamètes (p. 259). Sporonte et kystes durables (p. 260).
Maladie coccidienne due au *Zoomyxa Legeri* 262
Position systématique du *Zoomyxa Legeri* 265
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 266
EXPLICATION DE LA PLANCHE 268

AVANT-PROPOS

En 1908, au cours d'une séance de travaux pratiques au Laboratoire de Pisciculture de l'Université de Grenoble, parmi les Tanches distribuées aux élèves on en découvrait une dont la teinte blanchâtre, le corps gonflé et l'allure nonchalante faisaient suspecter un état pathologique grave. L'examen du contenu intestinal ayant démontré la présence de Coccidies, M. le Professeur Léger, fixa ces organes et les conserva pour des recherches ultérieures. A notre arrivée à son laboratoire il a bien voulu nous confier l'étude des organes de cette Tanche malade. Nous avons été assez heureux de constater, outre une coccidiose aiguë, due à une Coccidie non encore signalée, une autre infection superposée à la précédente, et provoquée par un Protiste très curieux, n'entrant dans aucun groupe bien défini de Sporozoaires, mais présentant néanmoins certains caractères communs avec un groupe récemment étudié par MM. Léger et Duboscq et antérieurement signalé chez le *Blaps* par A. Schneider sous le nom de *Chytridiopsis*. L'étude de ce second parasite de la Tanche présente pour l'observateur un grand intérêt par ses formes multiples de schizogonie très différentes les unes des autres, leur mode d'évolution et les caractères structuraux de leurs mérozoïtes. Un fait inattendu augmente encore l'intérêt de ce travail : il ne s'agit pas seulement en effet dans notre cas d'une double infection évoluant parallèlement dans l'organisme d'un même Poisson, ainsi que nous avons plus haut déclaré, mais les Coccidies tout en parasitant les tissus de la Tanche sont aussi elles-mêmes atteintes par le nouveau parasite en question, subissant de profondes atteintes de toxi-infection, dans leur structure et dans leur vitalité. Il y a chez la Coccidie toute une gamme d'altérations cytologiques allant jusqu'à sa complète destruction, dont l'ensemble constitue un champ merveilleux pour l'étude de la pathologie cellulaire. Dans les pages qui suivront, nous aborderons d'abord

la description de cette nouvelle Coccidie, de son développement, des désordres qu'elle provoque au sein des tissus de son hôte, et nous décrirons ensuite le Protiste qui contribue à l'infection mixte. Dans un chapitre spécial, nous nous occuperons de la position systématique de ce dernier.

Nous sommes très heureux de trouver ici l'occasion de présenter nos sincères remerciements à M. le Professeur Léger. tant pour la bienveillante hospitalité que nous avons trouvée dans son laboratoire que pour le matériel qu'il a bien voulu nous céder.

MATÉRIEL ET MÉTHODES DE RECHERCHES

Comme objet d'étude, nous avons eu entre les mains l'intestin de la Tanche malade dont il a été plus haut question, et des frottis faits avec le contenu de cet intestin. Le premier a été fixé par le liquide de Bouin modifié par Duboscq, et les seconds par le sublimé de Schaudinn. Disons tout de suite que les uns et les autres étaient très bien conservés. Le liquide de Bouin modifié ou non, à part une légère vacuolisation qu'il produit dans le protoplasma, est un excellent moyen de fixation, et nous avons trouvé qu'il convenait très bien surtout pour la conservation des tissus délicats, comme l'intestin des poissons par exemple. Le sublimé, sous quelque forme qu'on l'emploie, pour peu que son action soit prolongée provoque tant soit peu de ratatinement. Aucun risque de cette nature n'est à craindre avec le liquide de Bouin qui convient d'ailleurs à toutes espèces de coloration.

Des portions d'intestin incluses dans la paraffine ont été coupées de 4 à 6 μ ; au-dessus et au-dessous de cette épaisseur nous n'avons trouvé aucun avantage pour nos observations. Quant à la coloration des coupes, nous avons surtout employé l'hématoxyline : solution de Delafield ou suivant la formule de Heidenhain. Pour ce qui concerne cette dernière méthode, nous

avons adopté une légère modification : les coupes en sortant du bain d'alun ferrique sont dégorgées dans de l'eau distillée et transportées dans une solution diluée d'hématoxyline à 5% (au lieu de la solution normale) et y sont maintenues 24 heures. Après quoi on différencie avec une solution d'alun ferrique à 1%. Par ce procédé on a une imprégnation moins forte et une définition plus complète des éléments anatomiques, comme si la préparation était obtenue par une coloration non régressive. Parmi les colorants anilinés basiques, la safranine, le rouge de Magenta et le violet de gentiane nous ont donné d'assez bons résultats. Cependant ajoutons que tous ces colorants étant solubles dans l'alcool, pendant la déshydratation la différenciation est plus ou moins compromise. La méthode de Mann, qui a été employée par son auteur pour l'étude des cellules nerveuses et glandulaires et qu'actuellement on emploie pour se renseigner sur la nature de certaines granulations protoplasmiques et nucléaires, est, pensons-nous, bien indiquée pour une double coloration par teintures d'aniline. A cet égard elle présente de sérieux avantages sur les autres méthodes similaires. Malgré tout ce qu'a de brutal cette coloration, elle n'arrive pas à altérer sensiblement les tissus, et même au point de vue de l'histologie cellulaire elle peut rendre de très réels services.

Toutes les figures des deux planches ont été dessinées par nous au moyen de l'appareil d'Abbé en nous servant invariablement dans chaque cas d'un occulaire compensateur n° 12 et de l'objectif apochromatique de Zeiss à distance focale de 2 mm. avec une longueur de tube de 160 mm. Les grossissements ainsi obtenus devraient être à 1/1200 ; mais comme nous avons dessiné sur la table de travail au niveau du pied du microscope au lieu de le faire au niveau de la platine, la proportion de l'image réelle à l'image projetée a atteint certainement 1/1400 et même 1/1500. Nous avons cru devoir adopter pour nos figures ce fort grossissement afin de mettre en évidence les détails structuraux des éléments dont les dimensions sont extrêmement ténues.

COCCIDIUM ROUXI nov. spec.

Evolution de la Coccidie ; Sporozoïte.

Le cycle évolutif des *Eimeridae* ayant été magistralement établi par SCHAUDINN, nous n'aurons d'après notre étude sur *Coccidium Rouxi* très peu à y ajouter. Il y a cependant dans notre cas une question de variabilité des dimensions des cellules sexuelles mâles, et celle de la production de deux espèces de spermatozoïdes qui soulève un problème important de la biologie sexuelle, celle de la détermination des sexes au moment de la fécondation. Ces points devant être, plus loin, longuement développés nous allons essayer d'ébaucher sommairement le cycle évolutif de la Coccidie qui nous occupe.

L'infection coccidienne étant très avancée chez la Tanche que nous avons étudiée nous ne pouvions guère espérer trouver dans nos préparations de sporozoïtes libres ou surpris au moment de leur pénétration dans la couche épithéliale. Cependant nous avons été assez heureux d'en rencontrer quelques-uns, libres, sur les frottis faits avec le contenu intestinal, ainsi que la figure 4 Pl. IV en représente un. Le sporozoïte mesure exactement 7 μ sur 2. Il est plus épais à une extrémité qu'à l'autre, et tout le corps est légèrement incurvé. Le noyau n'a pas l'aspect qu'il avait alors qu'il se trouvait encore à l'intérieur du sporocyste, c'est-à-dire massif et rond, mais il n'a pas non plus celui d'un noyau d'une jeune Coccidie : avec membrane et caryosome. La chromatine nucléaire en partie fragmentée dessine au milieu du corps les contours d'un noyau qu'on présume ovale. Aucune trace de réticulum. Le protoplasma est très hyalin, très dense, reste clair, sauf en un point à son extrémité antérieure qui a fixé le fer et qui dans la nomenclature usuelle porte le nom de rostre. Quelques grains de chromatine en poussière sont parsemés entre le noyau et l'extrémité postérieure. Quand on parcourt les préparations on est étonné de voir le nombre

considérable de jeunes Coccidies en train d'envahir les villosités intestinales, et cependant pas une d'elles, aussi petite qu'elle soit, n'a une forme allongée ; elles sont toutes ovales ou rondes. En présence de ce fait, on peut affirmer *a priori* que les sporozoïtes deviennent ovales ou elliptiques au moment de pénétrer dans la cellule épithéliale, ou tout au moins ils le deviennent très rapidement après y avoir pénétré. L'extrême petitesse du rostre rend très probable la première de ces hypothèses.

Schizogonie

La figure 1 représente 3 Coccidies dont 2 sont très jeunes (de 2 à 4 μ) et la troisième (6 μ) est presque adulte. Cette dernière est une forme indifférente du parasite, c'est-à-dire sans prédestination sexuelle, évoluant vers la schizogonie. Chez toutes les trois, le corps protoplasmique est nu, finement alvéolaire et ne contient aucune espèce de granulations. Ces Coccidies sont rondes ou ovalaires selon qu'elles sont libres ou intracellulaires. Dans la figure 1 celles qui sont rondes ont été dessinées d'après un frottis tandis que la troisième provient d'une coupe où elle siégeait dans une cellule. On peut poser ici la question suivante : jusqu'à quel point la forme d'une Coccidie adulte peut-elle servir de caractéristique pour une espèce donnée ? Elle reste pour nous sans réponse, bien que Schaudinn se soit basé là-dessus pour différencier deux espèces coccidiennes coexistantes dans l'intestin du *Lithobius* (**1900**). Il nous semble que la forme d'une Coccidie est variable le plus souvent selon sa localisation. En tout cas ce n'est là qu'un critérium d'une valeur fort discutable.

Le schizonte, une fois son plein développement atteint, mesure à peu près 10 μ et est à l'étroit dans la cellule épithéliale qu'il ne quitte plus. Bientôt son noyau se divise et on le trouve alors rempli de noyaux filles en forme d'amas irréguliers de fines granulations chromatiques (fig. 2 Pl.) Nous ne savons

rien sur le mode de cette division car jamais nous n'avons trouvé dans nos préparations quoi que ce soit qui puisse nous le montrer. Le protoplasma du schizonte est finement granuleux, d'une structure serrée, et fixe tant soit peu les colorants. Mais il ne tarde pas à son tour à se diviser en autant de portions allongées qu'il y a de noyaux filles. A une période plus avancée les mérozoïtes sont déjà dessinés, placés parallèlement les uns aux autres, faisant bomber latéralement leur ensemble dans le plan équatorial qui prend alors l'aspect de ce qu'on est convenu d'appeler un barillet. Chaque mérozoïte a déjà à peu près sa forme définitive, mais son noyau est encore en transition et l'amas de grains y persiste toujours. La formation complète de ces noyaux à aspect vésiculeux avec un karyosome central est assez tardive et c'est alors que le développement de la schizogonie touche à sa fin. Considérons à ce moment l'aspect général de l'ensemble des mérozoïtes avant leur dislocation. Nous avons déjà dit qu'il ressemble à un barillet. Cependant cette ressemblance est lointaine. A vrai dire, dans le cas qui nous occupe, il s'agit d'un espace sphérique que les mérozoïtes en forme de tranches d'orange et parallèlement disposés remplissent sur un ou deux étages (fig. 3 Pl. VI).

A côté de ces schizozoïtes pour ainsi dire de forme classique il y en a d'autres dont les mérozoïtes sont excessivement petits et en nombre très limité, ne dépassant pas 4 μ (fig. 9 et 16 Pl.). Nous reviendrons d'ailleurs sur ces schizozoïtes nains qui apparaissent à la fin de la période de multiplication agamique et qui ne représentent peut-être que des formes d'épuisement.

Tant que le mérozoïte n'est pas détaché de la cellule mère il est constitué ainsi qu'il suit. C'est un cylindre légèrement aplati effilé aux deux bouts avec une extrémité plus pointue que l'autre. Son corps protoplasmique est nu, clair, quelque peu granuleux, et loge un noyau qui se trouve plus près de son extrémité arrondie, et qui présente des caractères morphologiques dont il vient d'être question il y a un instant. Aussitôt qu'il est libre un seul détail vient s'ajouter aux précédents :

son extrémité obtuse, probablement l'antérieure, devient réfringente et hyaline. Soumise à l'action d'hématoxyline ferrique elle reste colorée en un espace triangulaire (fig. 5 Pl. VI). On sait aujourd'hui que cette partie du mérozoïte plus dense et plus dure sert comme dans les autres espèces à perforer la paroi de la cellule épithéliale. Les dimensions d'un mérozoïte normal sont de 7, 8 μ de longueur, 2 μ de largeur et enfin son noyau de 1 1/2, 2 μ. Son caryosome ne mesure qu'une fraction de μ. Nous verrons dans un instant qu'avant de s'enfoncer dans la couche épithéliale il subit encore quelques modifications morphologiques qui ont trait à la détermination de son sexe. Un mérozoïte diffère d'un sporozoïte au point de vue de l'aspect général par l'existence d'un caryosome que ce dernier n'a pas.

Nous avons trouvé plus d'une fois dans nos frottis faits avec le contenu intestinal de la Tanche malade des mérozoïtes relativement très grands (14 μ, c'est-à-dire le double de la taille normale) qui se caractérisaient surtout par une structure manifestement alvéolaire, et dont les mailles contenant des granulations jaunâtres, attiraient particulièrement l'attention (fig. 8 Pl. VI). On dirait un véritable macrogamète qui serait étiré sous l'action de tractions faites sur deux points opposés de sa surface. On ne peut croire ici, cependant, à un accident de préparation, car outre que cet élément coccidien est très bien conservé, son noyau est loin de se ressembler morphologiquement à celui d'une vraie cellule sexuelle femelle.

Il est difficile d'interpréter ces éléments qui ont certaine analogie avec les mérozoïtes connus. D'autre part, parmi d'innombrables figures schizogoniques, il ne nous est pas arrivé une seule fois de trouver de semblables mérozoïtes assemblés en un schizonte qui d'ailleurs atteindrait un volume tout à fait inattendu. Il nous semble que la seule interprétation que l'on pourrait en donner serait d'admettre que chaque mérozoïte une fois devenu libre — surtout dans la période d'épuisement finale de la multiplication sexuelle — évolue vers l'un ou l'autre sexe, pour former dans la suite un micro ou un macrogamète. Cette

hypothèse se trouve d'ailleurs en parfaite harmonie avec ce que nous connaissons sur le dimorphisme sexuel de la schizogonie chez certaines espèces coccidiennes par les travaux de Siedlecki (*Adelea ovata*), Bonnet-Eymard (*Legerella nova*), et enfin par celui de Schaudinn (*Cyclospora caryolytica*).

Quant à l'existence d'un reliquat il nous est impossible de répondre catégoriquement à cette question n'ayant jamais eu entre les mains du matériel frais ; mais nous pensons qu'il n'en existe point, attendu que dans les coupes nous n'en avons jamais observé.

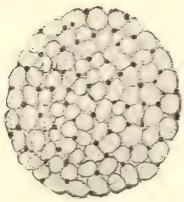
Cellules sexuelles

Microgamétocytes.

Après un certain épuisement de la multiplication agame les mérozoïtes évoluent vers la reproduction sexuelle. Dès qu'il a pénétré dans la couche épithéliale, le mérozoïte change ses caractères morphologiques et il augmente de volume. La cellule, à l'envers d'un schizonte, se remplit de granulations toutes spéciales de nature albuminoïde si bien étudiées par Schaudinn (**1902**) à propos des microgamétocytes de *Cyclospora caryolitica*. D'après ce que nous avons observé au cours de ces recherches nous pouvons confirmer point par point les affirmations de cet auteur. En effet ces granulations légèrement ellipsoïdes sont très brillantes, translucides, mais ni jaunes, ni aussi réfringentes que celles contenues dans les macrogamètes. Coloré par la méthode à l'hématoxyline ferrique le microgamète adulte avant sa division nucléaire présente un noyau qui ne diffère en rien du noyau d'un schizonte. Et d'après ce que nous venons de dire, une distinction entre le schizonte et un macro ou microgamète ne peut se faire que par le contenu de leur protoplasma. Un point d'une certaine importance sous ce rapport est la présence dans les cellules sexuelles mâles de corpuscules très petits, logés sur le point de réunion des alvéoles en

plein protoplasma et qui après une coloration montrent une réaction nucléaire (fig. du texte I). Donc, ces corpuscules sont de nature chromatique, peut-être des grains de chromidium disséminés régulièrement dans le corps du microgamète où ils jouent très vraisemblablement un rôle dans la vie végétative de cet élément. Le microgamétocyte adulte mesure en moyenne 10 μ, mais certains atteignent des proportions considérables jusqu'à 20 et 25 μ, tandis que d'autres ne dépassent pas 6, 7 μ. Nous reviendrons plus loin sur cette variation inattendue dans la taille de cet élément.

Par quel mode le noyau principal se divise-t-il en noyaux filles c'est-à-dire en masses chromatiques qui constitueront la majeure partie des microgamètes, nous l'ignorons complètement. Il ne nous a jamais été donné d'observer dans nos préparations un microgamétocyte en division nucléaire. Quoi qu'il en soit suivons l'évolution de ce dernier à partir de cette phase : la fragmentation du noyau principal. Tout le corps protoplasmique est plein de petites masses plus ou moins régulières de substance nucléaire, intensément colorable qui prendront, par la suite, une orientation périphérique. (fig. 10 Pl. VI). Chacune de ces masses tout en augmentant de volume sa propre nutrition ne tarde pas à se vacuoliser (fig. 11 Pl. VI). A un moment donné la masse nucléaire se rompt à un point de sa périphérie et elle prend la forme d'une cupule ou d'un U. Quand on soumet à ce moment la préparation à une double coloration, à la méthode de Mann, par exemple, on trouve que la substance qui remplit cette cupule ou cet U fixe l'éosine d'une façon intense, plus encore que le protoplasma de la cellule mère. L'évolution se continuant les masses nucléaires s'épaississent en même temps qu'elles se raccourcissent et finalement elles prennent la forme d'une virgule géante, épaisses d'un bout, effilées de l'autre et le tout légèrement incurvé (fig. 12 Pl. VI). Ainsi les futurs microgamètes se dessinent déjà dans leurs



traits généraux. Ils ne feront plus que s'allonger et s'amincir en conservant toujours une de leurs extrémités plus épaisse (fig. 13 Pl. VI). Le protoplasma du microgamétocyte ne subit aucun changement après la division du noyau principal. A ce moment déjà il a perdu sa structure alvéolaire pour devenir finement réticulaire avec quelques grains fins dans son intérieur, et restera tel jusqu'à la fin de sa vie. La (fig. 14 Pl. VI) représente des microgamètes arrivés à leur summum de développement sans toutefois prendre leur forme définitive. Ils sont déjà mobiles ce dont on peut se rendre compte par leur position au moment de la fixation. Ils sont détachés de la cellule mère et il reste en évidence un reliquat sphérique renfermant des déchets cellulaires en grains et en filaments. Le microgamète au moment où il devient libre mesure de 6-7 μ, mais dans sa vie libre croît encore un peu, atteint 8 μ, en même temps qu'il prend une forme plus svelte (fig. 18 Pl. VI). C'est donc qu'avant de mûrir et d'être apte pour la fécondation il subit dans son aspect général quelques minimes modifications et se présente avec les caractères suivants. La différence comme épaisseur entre ses deux extrémités est très minime. L'antérieure moins effilée que la postérieure est parfois très pointue, parfois même obtuse, même tout à fait ronde (fig. 18 a et b) ce qui implique une certaine contractibilité de cette région. Quelques microgamètes colorés laissent voir au milieu de leur corps des espaces vides comme des vacuoles. SCHAUDINN a déjà signalé des vacuoles pareilles sur les microgamètes du *Coccidium Schubergi* mais ces vacuoles ne siégeaient que sur un bord du microgamète et communiquaient avec l'extérieur. Dans notre cas l'espace clair est en plein corps du spermatozoïde et est fermé de toutes parts. En outre nous voulons attirer l'attention sur le point suivant qui d'ailleurs a été noté par SCHAUDINN dans sa monographie sur les Coccidies (**1900**) : il n'est pas rare d'observer sur les microgamètes de notre Coccidium colorés par l'hématoxyline ferrique un grain unique intensément colorable rond ou ovalaire siégeant tout près de l'extrémité anté-

rieure ; il est toutefois moins volumineux et moins évident que dans les figures données par cet auteur.

Pour ce qui concerne l'existence des flagelles nous ne pouvons rien affirmer. D'abord nous ne pouvions faire d'observations à l'état frais, ensuite ayant un nombre limité de frottis il ne nous fût pas possible de les soumettre aux méthodes de coloration variées qu'exige l'étude de cet élément. Notre Coccidie appartenant au genre *Coccidium*, ainsi que nous allons le voir plus loin, on peut admettre *a priori* que ses microgamètes sont pourvus de deux flagelles s'insérant à ses deux extrémités.

Telle est, brièvement résumée, la constitution et l'évolution d'une cellule mâle du *Coccidium Rouxi*. Nous n'avons pas besoin d'en donner une plus ample description, étant donné que les éléments mâles d'autres espèces, du même genre que le nôtre, ont été très bien étudiés par Schaudinn et ses successeurs.

Nous aborderons à présent une question ayant trait à la variabilité de la dimension des microgamétocytes laquelle présente chez *Coccidium Rouxi* des écarts considérables. Si l'on jette un coup d'œil sur les figures 7 et 19, de la pl. VI, on est étonné de la différence de taille qui existe entre eux et ceux que nous venons d'étudier (fig. 14 Pl. VI). Morphologiquement aussi la différence est sensible. En effet si les figures 12, 13, 14 (Pl. VI) présentent l'évolution des spermatozoïdes les plus gros de notre Coccidie et la figure 19 (Pl. VI) le plus petit (2 μ) il y a encore la fig. 6 qui montre l'existence d'un type intermédiaire à dimension moyenne (4 et 5 μ). En présence de cet énorme écart de grosseur entre chaque groupe de microgamétocytes, tout au moins entre les types extrêmes on serait tenté de penser à l'existence de plus d'une espèce coccidienne dans l'intestin de notre Tanche malade. Sans repousser absolument cette hypothèse qui nous semble cependant peu probable, nous chercherons par ailleurs la solution de ce problème. Rappelons d'abord ce fait important que l'infection de la Tanche a été mixte, qu'à côté de la Coccidie en question un autre parasite d'une nature toute différente pullulait dans les parois de l'intestin, et infestait à la fois la Coccidie

et la Tanche. Par conséquent sous l'action de ce parasitisme l'évolution des microgamétocytes pouvait ne plus être normale. Et il est fort possible que ces différents types de cellules mâles avec leurs microgamètes soient les produits altérés d'une seule et même espèce. A vrai dire nous sommes perplexes pour prendre une position entre ces deux manières de voir et nous laissons aux études ultérieures le soin de résoudre ce problème.

Avant de finir ce chapitre nous voulons parler d'une autre question se rattachant non plus à une variabilité de taille des spermatozoïdes de notre *Coccidium* mais à leur structure, à leur constitution même. En somme il s'agit morphologiquement parlant d'un second type de spermatozoïdes chez lesquels toute la différence consiste dans la quantité et la répartition de la chromatine. Tandis que chez le type commun (fig. 14 Pl. VI) le microgamète géant, la masse de chromatine est considérable et est répartie sur toute son étendue, chez le second type (fig. 15 et 17 Pl. VI) le microgamète ténu, la quantité en est minime, insignifiante et se réduit à un petit corpuscule siégeant tout à fait à son extrémité antérieure. Le reste du corps est constitué d'une substance plastique qui ne fixe pas les colorants nucléaires (fig. 17 a, Pl.). Quand on a examiné au microscope une région de l'intestin infesté on reconnaît facilement les microgamétocytes de la dernière catégorie à leur aspect pâle, et au chapelet de corpuscules chromatiques qui les limitent extérieurement et qui sont formés par les têtes des spermatozoïdes qu'ils contiennent. Le centre de ces cellules est à peine coloré et est occupé par le corps des spermatozoïdes qui s'y avancent par paquets sans aucune orientation régulière (fig. 17 Pl. VI). Donc, en résumant, disons que ce second type de spermatozoïdes est surtout caractérisé par une pauvreté extrême en chromatine ce qui peut nous servir de critérium et admettre chez notre Coccidie l'existence, à l'état normal, de deux espèces de spermatozoïdes ayant peut-être chacun un rôle biologique différent. Mais quant à déterminer ces rôles nous n'avons pas ici d'autres ressources que de recourir à des hypothèses. L'idée

de la dualité des éléments fécondants mâles chez les Amphibies a déjà été soulevée par V. de la Vallette Saint-George, Ballowitz (**1890**) etc. et dernièrement chez les mammifères par Broman (**1900**). En outre les mêmes faits ont été constatés chez les Oiseaux et les invertébrés (Mollusques et Insectes). L. Léger (**1904**) le premier a pu observer ce dualisme des éléments mâles chez les Sporozoaires en étudiant la reproduction sexuée chez les *Stylorhynchus*. Il a remarqué la production dans la chambre mâle de deux espèces de spermatozoïdes, les uns gros, fusiformes, à noyau vésiculeux, les autres petits, piriformes, à noyau massif. Alors que ces derniers copulaient avec les éléments femelles jamais les premiers n'essayaient d'accomplir cet acte, et ils finissaient invariablement par dégénérer et disparaître. Par conséquent il y a parfois chez les Protozoaires la production de deux types de spermatozoïdes différents entre eux comme forme et comme structure lesquels correspondent peut-être à des fonctions distinctes. L. Léger avait établi cette notion chez les Grégarines. Nos recherches confirment ce fait pour ce qui concerne la Coccidie.

Quelle interprétation donner aux faits que nous venons d'exposer ? Faut-il admettre avec Broman que chaque type de spermatozoïdes correspondrait à la reproduction d'un sexe, ou doit-on avec Léger penser à un rôle excitateur vis-à-vis les éléments femelles ? Nous ne voulons pas insister sur ces interprétations auxquelles on ne peut pas fournir une base solide de contrôle expérimentale, encore moins en formuler d'autres à notre tour. Nous déclarons seulement que nous considérons les microgamètes du second type de notre Coccidie comme impropre à la fécondation, à cause du volume extrêmement réduit de leur substance chromatique en comparaison avec le noyau du macrogamète et de la copula.

Macrogamètes.

Il est rare de trouver cet élément sexuel à l'intérieur des cellules épithéliales, alors même que ces dernières sont farcies de

Coccidies de tout âge. On le rencontre plutôt entre les plis des villosités intestinales et surtout à l'état libre, à leur surface. Nous verrons plus tard que les Coccidies que nous étudions peuvent à volonté abandonner leur place intra-cellulaire pour devenir libres et vice-versa. Nous croyons que le macrogamète vers la fin de son développement quitte la cellule dans laquelle il vivait pour s'exposer mieux au contact des éléments mâles qui de même cherchent la liberté en vue du rôle qui leur est assigné. Avant sa maturation le macrogamète mesure en moyenne 10 μ et cette dimension ne varie qu'en des proportions infimes atteignant à peine 1/2-1 μ. A ce moment il est sphérique et nu (fig. 21 Pl. VI) et ne diffère que peu ou pas comme structure et morphologie générale des macrogamètes des autres espèces du genre Coccidium. Ceci nous dispense d'en donner une description détaillée et nous insistons seulement sur les particularités de quelques exemplaires que nous avons trouvés dans nos préparations. La fig. 20 (Pl. VI) représente un macrogamète à karyosome rond mais très petit chez qui d'ailleurs le noyau paraît mal délimité et sans réticulum. Ici aussi nous nous demandons : sommes-nous en présence d'une espèce autre que celle que nous étudions parce que la forme du macrogamète est ellipsoïde et le karyosome de moitié plus petit ? Sans vouloir trancher la question par un avis personnel, nous pensons à la possibilité d'une altération de forme par le fait de l'infection mixte dont les effets nocifs peuvent agir autant sur l'organisme de la Tanche que sur la Coccidie.

Le noyau d'un macrogamète normal mesure 4 μ le karyosome 2 μ.

Copula et sporonte.

N'ayant eu entre les mains que du matériel fixé nous n'avons pu rien observer des faits relatifs à la maturation et à la fécondation. On aurait pu espérer trouver dans les coupes au moins de quoi permettre d'établir les faits principaux de ces deux manifestations évolutives. A part quelques copulas en bon état

nos recherches réitérées sont restées inutiles : nous ajoutons que l'infection coccidienne de la Tanche était d'une intensité rare et que les cellules mâles et femelles surabondaient dans l'intestin et ses parois. On reste étonné devant cette stérilité pour ainsi dire absolue. Nous l'expliquons par l'infection dont les Coccidies étaient victimes. Nous montrerons d'ailleurs dans un chapitre spécial à quel point celles-ci ont été ravagées par ce second parasite (*Zoomyxa Legeri*). Il n'est donc pas surprenant que la fécondation ait été le plus souvent empêchée par les altérations pathologiques, visibles ou non, des deux éléments fécondants.

Une des rares copulas qu'il nous ait été donné d'observer est représentée par la fig. 22 (Pl. VI). Elle est sphérique, nue, d'un protoplasma alvéolaire ne contenant aucune espèce de granulations. Le fuseau de copulation, gros, égale presque le diamètre de la cellule. Sa constitution très simple consiste en substance nucléolaire (plastine) au sein de laquelle sont disséminés, parallèlement à l'axe du fuseau, de courts bâtonnets de chromatine naturellement colorés d'une façon intense par l'hématoxyline ferrique. Quant aux sporontes pour des raisons précédemment indiquées ils n'ont pu échapper à l'action nocive du *Zoomyxa* et se trouvaient à leur tour très atteints dans leur développement. La figure 11 Pl. VII montre un sporonte légèrement altéré. Le noyau hypertrophié montre un contour homogène, il est entouré d'une zone claire qui est elle-même limitée par une ligne épaisse (est-ce une membrane ?) riche en chromatine. Une partie de la surface nucléaire est aplatie comme si elle avait reçu un choc sans que d'ailleurs la zone claire et la ligne antérieure en aient souffert. Le protoplasma d'une belle structure alvéolaire, et privé de granulations, paraît intact.

Kyste et Sporocystes.

Parmi des centaines de sporocystes contenus dans nos frottis nous en avons rencontré très peu qui aient pu atteindre leur

développement normal jusqu'à la formation des sporozoïtes. Ils étaient, comme nous l'avons dit, tous parasités par les *Zoomyxa*, sauf quelques-uns qui abrités au milieu des tissus, entre les cellules épithéliales avaient pu échapper à l'infection et continuer leur évolution complète. La figure 23 (Pl. VI) représente l'un d'eux. On voit qu'il est ellipsoïde, subsphérique. Son grand axe mesure 10 μ. Ses parois sont minces et hyalines et elles entourent quatre sporocystes. Chacun de ceux-ci a la forme d'un ellipsoïde légèrement allongé et contient deux sporozoïtes sans reliquat. Chaque sporocyste mesure dans sa longueur un peu plus de 6 μ. Sa paroi est mince, encore plus que celle du kyste principal, ne présentant aucune soudure. Les sporozoïtes ont la forme de longs cylindroïdes avec un bout arrondi, l'autre sensiblement pointu. Leur protoplasma a l'aspect granuleux et paraît être d'une structure réticulaire à mailles très serrées. Un noyau rond occupe environ le milieu du corps, un peu plus rapproché toutefois de l'extrémité obtuse (probablement postérieure). Ce noyau est massif, dense, et se colore par l'hématoxyline au fer d'une façon très intense. Il reste parfois à l'intérieur des sporocystes, à côté des sporozoïtes un petit espace vide, sans qu'on y trouve, comme cela a été dit déjà, la moindre trace du reliquat.

Les kystes de notre Coccidie acquièrent-ils leur plein développement à l'intérieur de l'organisme de la Tanche, ou en dehors de celui-ci ? Notre observation, on l'a vu, confirme le première hypothèse. Mais cela n'exclut pas la seconde, car il peut très bien se produire ordinairement une maturité extérieure ce qui est la règle générale dans les autres espèces coccidiennes.

Par tout ce qui précède notre Coccidie avec ses quatre sporocystes, contenant chacun deux sporozoïtes appartient au genre *Coccidium* (*Eimera*). Nous la dédions à notre vénéré Maître Dr E. Roux, directeur de l'Institut Pasteur.

Siège de l'infection et lésions intestinales.

La région de l'intestin des Poissons envahie par les Coccidies est l'intestin moyen jusqu'à quelques centimètres de l'anus. A partir de ce point tout l'intestin moyen peut-être le siège de l'infection et plus on monte, plus l'intensité est grande. Au voisinage de l'estomac toute trace de parasite disparaît. Nous avons trouvé, à l'examen, que les points les plus atteints de l'organe étaient la convexité des villosités et le nombre de Coccidies baissait sensiblement à mesure qu'on la suivait latéralement jusqu'au fond du pli qui la sépare d'une autre. Toutefois si le nombre de parasites est considérable on les voit envahir même le fonds de ce pli en même temps que toute la villosité. Nous avons reproduit dans la figure 24 (Pl VI) une pareille région envahie par de jeunes Coccidies qui à la manière d'une ornementation bordent les bords et le fonds d'un de ces culs-de-sac. Les parasites en rang serré occupent la surface épithéliale prenant place dans le plateau même des cellules ou en un point immédiatement au-dessous. Ils peuvent être en une seule rangée comme notre figure le montre, ou en plusieurs, les plus âgés étant les plus profondément situés. Leur ensemble présente alors sur une étendue de plusieurs mm. une véritable mosaïque. On peut dire en général que le siège préféré du *Coccidium Rouxi* est entre la surface libre et le noyau de la cellule épithéliale, mais plus près de la première que du second. Il est rare de les trouver plus profondément refoulés quand leur nombre n'est pas très considérable. La raison en est que les parasites profitent très probablement pour leur nutrition du voisinage du contenu intestinal. D'un point à l'autre de l'intestin il y a différence non seulement au point de vue de l'acuité de l'infection mais aussi au point de vue de l'âge et du sexe des parasites. Nous avons trouvé des villosités farcies de schizontes, comme d'autres occupées uniquement de microgamètes. Disons même en passant que les deux éléments parasitaires de l'infection mixte s'alternaient

tout le long de l'intestin. Il est donc utile de prélever autant que possible sur différents points des portions d'organes qu'on désire étudier.

C'est une notion courante que lorsqu'une Coccidie a atteint un grand développement dans une cellule, elle tombe avec elle dans la lumière de l'intestin. C'est peut-être vrai pour quelques espèces, en tout cas il n'y a pas de conformité avec ce que nous avons pu observer personnellement. Le *Coccidium Rouxi* est essentiellement migrateur et cela à toutes les périodes et toutes les phases de sa vie, même quand il revêt la forme de cellules sexuelles. Nous en avons pu voir dans nos préparations des centaines en train de pénétrer dans la couche épithéliale ou de l'abandonner. Un simple coup d'œil à la figure 25 (Pl. VI) peut donner une idée de ce que nous avançons. Nous considérons donc cette Coccidie comme éminemment mobile. Cela surtout est très vrai pour les gamètes qui avant d'atteindre le terme de leur développement ont besoin de se rechercher en vue de la fécondation. Les schizontes une fois adultes restent dans la cellule hôte pour y finir leur division, jamais nous n'en avons vu à cette ultime période libres dans le canal intestinal.

Les lésions intestinales constatées chez notre Tanche sont celles d'une inflammation subaiguë, sans destruction ni chute des cellules épithéliales. Les altérations physiques dont on a tant parlé, ne constituent dans les coccidioses, à notre avis, de signes pathologiques ni constants, ni généralisés. On trouve partout répété qu'une Coccidie quand elle siège dans une cellule épithéliale absorbe son protoplasma et refoule son noyau à mesure qu'elle grandit. Il s'en suivrait parfois une dégénérescence graisseuse pour le premier ou une atrophie pour le second. Et on ne tient aucun cas ni des altérations des cellules voisines non parasitées, pourtant très malades, ni de celles de la cellule attaquée qui n'est pas toujours frappée à mort. Nous sommes d'avis que les Coccidies ont une sécrétion toxique qui peut être plus ou moins nocive pour les tissus et l'organisme atteint. La présence de cette toxine nous semble prouvée par les

altérations produites non seulement sur les cellules parasitées mais aussi sur des centaines d'autres absolument indemnes de l'infection. Il en est ainsi tout au moins dans notre cas et la mortalité si grande qu'on observe dans les individus atteints de coccidiose avec tout un cortège de symptômes généraux, fièvre anorexie, etc., ne peut pas être expliqué uniquement par la chute de quelques cellules épithéliales et la dénudation de la paroi intestinale qui la suit. Il y a là certainement une intoxication générale qui peut être plus ou moins grave suivant les espèces.

Pour ce qui est de notre cas, l'infection étant mixte, nous ne saurons auquel des deux parasites attribuer la diarrhée qui fut constatée chez la Tanche, ni les lésions des couches épithéliales de l'intestin. Dans tous les cas comme les *Zoomyxa* se trouvaient presque souvent à l'intérieur des Coccidies on ne peut avec certitude leur imputer que les altérations de celles-ci. Très vraisemblablement dans la production des lésions épithéliales les Coccidies ont pris une part plus large (pour ne pas dire exclusive) que les *Zoomyxa Legeri*.

Comme lésions microscopiques il y a à considérer celles du protoplasma, et celles du noyau des cellules épithéliales. Celles-ci ont doublé ou triplé leur volume. Leur protoplasma est clair à cause de leur état hydropique et ne présente plus aucune structure nette si ce n'est qu'un aspect granuleux et quelque peu fibrillaire ; il n'y a non plus de trace de dégénérescence quelconque. Quant aux noyaux, leur altération est plus grande. Ils ont subi toute la série des processus inflammatoires et sont restés dans un état vésiculeux où la membrane et le réticulum très pauvres en chromatine se dessinent à peine dans le champ microscopique même avec des colorants énergiques. Mais avant d'en arriver là le noyau a traversé une période initiale où sa membrane et son réseau ont présenté un aspect diamétralement opposé. En passant en revue nos coupes nous trouvons encore des points où les noyaux hypertrophiés laissent à peine distinguer à leur intérieur une structure réticulaire. L'hypertrophie de leurs éléments consti-

tutifs ajoutée à l'augmentation du karyoplasma leur donne un aspect boursouflé. Ils sont ellipsoïdes ou réniformes et toujours luxés se rapprochant plus de la surface que de la base de la cellule. Ils fixent les colorants nucléaires énergiquement et cette hyperchromasie permet de la distinguer facilement au milieu des noyaux normaux.

En somme les altérations du noyau excessivement bénignes se résument à un état hypertrophique initial avec hyperchromasie qui aboutit à un état atrophique vésiculeux hypochromatique. La cellule épithéliale n'est nullement le siège d'une grande irritation, car nulle part on n'observe de figures karyokynétiques. Il est permis de supposer qu'après la disparition des parasites la récupération par les tissus de l'état normal doit être dans ce cas assez rapide et très facile.

ZOOMYXA LEGERI

Etat végétatif.

Nous avons dit que la maladie de notre Tanche était une infection mixte et locale, provoquée par le *Coccidium Rouxi*, que nous venons d'étudier et un autre Protiste de nature différente pour lequel je propose le nom de *Zoomyxa Legeri*. L'un et l'autre pullulaient dans les parois de l'intestin moyen et son contenu, avec une prédilection exclusive pour la couche épithéliale. Mais la surface interne de cet organe n'était pas infestée avec une égale intensité par l'un ou l'autre de ces parasites, dont le nombre variait considérablement sur des pièces prélevées à des distances de 3-4 mm. C'est là un fait assez curieux dont nous avons dû tenir compte au cours de ces recherches.

A l'état végétatif le *Zoomyxa Legeri* est une petite sphère nue avec un noyau le plus souvent placé au centre. Son diamètre qui varie de 1 à 4 μ, mesure en moyenne 2 μ. La (figure 1 Pl. VI) présente un groupe de ces parasites à l'état libre. Comme on le voit, ils sont tous arrondis, mais de volume et d'aspect différents.

Leur protoplasma très dense, ne laisse apercevoir aucun détail de structure et paraît plutôt hyalin ; tout au plus les gros éléments présentent-ils un aspect finement granuleux. Ce qui est variable chez eux, comme volume et comme nombre, c'est le noyau. Celui-ci, le plus souvent central, peut cependant devenir excentrique et même périphérique. Il est en général unique mais on peut en trouver 2, 3 et 4. Plus le nombre des noyaux est grand, plus leur volume est petit. D'où on peut conclure peut-être qu'il y a division d'un même et unique noyau. Ce dernier est alors sphérique très variable comme dimensions, et d'une structure massive qui permet une coloration intense. Il n'est pas rare de le voir entouré en outre d'une zone claire. Tel est en quelques mots la morphologie des *Zoomyxa*. Les quelques détails qu'on pourrait y ajouter sont relatifs à leur changement d'aspect pendant leur mouvement ou à leur localisation intracoccidienne : car ces parasites dépourvus de toute espèce de membrane, sont mobiles et on les trouve au milieu des tissus affectant des formes qui ne laissent à ce sujet aucun doute. Ces éléments figurés au n° 2 de la Planche VII peuvent en donner une exacte idée. On y constate que le parasite prend tour à tour les formes multiples et variées d'un être amiboïde. Dans cette série de transformations du corps protoplasmique il est curieux de noter les déplacements et les modifications du noyau. Il est rond, carré, ovale, suivant la position qu'il occupe et montre par là même autant de souplesse que le reste de la cellule. Grâce à cet amiboïsme notre parasite doit se faufiler facilement entre les tissus, et il est étonnant qu'on l'y trouve rarement, car le plus souvent il préfère se cantonner à la surface épithéliale surtout dans la couche muqueuse qui la couvre. On ne le rencontre dans les tissus que quand il parasite les Coccidies. Serait-ce que ces dernières seraient contaminées avant leur pénétration au point où on les trouve. Mais alors notre observation, antérieurement signalée, trouverait un grand appui dans ce fait qui indique des habitudes migratrices chez le *Coccidium Rouxi* ; il est

d'autre part très difficile d'admettre que celui-ci à peine dégagé des sporocystes puisse être victime des *Zoomyxa*.

Quoi qu'il en soit quand les *Zoomyxa* attaquent en nombre une cellule coccidienne celle-ci ne tarde pas à présenter des signes évidents d'altération alors que les *Zoomyxa* restent tout à fait indemnes (fig. 3, 4, 5, 6, 7, Pl. VII). Ils sont toujours sphériques plus ou moins volumineux mais toujours conservant un aspect normal, sauf cependant quelques rares cas où ils atteignent un volume un peu plus considérable et où leur noyau semilunaire est rejeté tout à fait sur le côté, coiffant la cellule comme une sorte de calotte (fig. 8 et 9 Pl. VII). Quelle peut être la signification de cette modification nucléaire ? Faut-il y voir une phase accidentelle ou nécessaire dans le cycle évolutif du parasite ; ou doit-on la considérer comme un résultat fatal de sa localisation. PRANDTL (**1907**) a observé que les *Allogromia* parasitant l'*Amœba proteus*, pouvaient chez ce dernier réaliser une partie de leur cycle évolutif. Or les gamètes avant d'être individualisé et avant que leurs noyaux soient pourvus d'une membrane, présentent à un moment donné une forme qui paraît très analogue à celle que nous venons d'étudier. C'est-à-dire que là aussi tout le noyau forme une masse semilunaire qui entoure latéralement le corps du gamète. Prandtl ne veut donner acune interprétation de ce déplacement nucléaire, mais il reconnaît qu'il s'agit là d'une stade précurseur de la maturation du noyau. Si l'on examine attentivement la fig. 8 Pl. VII, on constate qu'il n'y a pas simplement une seule modification nucléaire invariable des *Zoomyxa* mais encore une série des modifications naturellement successives qui servent à diminuer la quantité de chromatine. Ainsi parmi ces noyaux quelques-uns sont en effet semilunaires mais d'autres ont leur masse réduite en une boule de volume moindre. Un parasite accolé au bord de la Coccidie et paraissant être récemment échappé de celle-ci a justement son noyau dans ce dernier état. Le parasitisme intracoccidien du *Zoomyxa* étant dans notre cas, un résultat du hasard nous ne pouvons pas attribuer au phénomène que nous

étudions une signification d'une grande importance comme une maturation du noyau chez des cellules qui se préparaient à une évolution sexuelle. Néanmoins nous avons voulu signaler l'analogie qu'il y a entre ces faits et ceux qui ont été relatés par PRANDTL.

Génération.

Le *Zoomyxa Legeri*, au point de vue de sa multiplication, est un véritable Protiste, c'est-à-dire qu'il présente une génération agame ou schizogonie, et une formation de kystes durables précédée de phénomènes sexuels, ou sporogonie. La schizogonie présente ici un assez grand intérêt à cause des formes multiples par lesquelles elle se manifeste. Il y a en effet quatre modes différents de production endogène pour la pullulation du parasite. Dans deux cas la division se fait alors que le parasite est nu, dans les deux autres cas les schizontes sont entourés d'une très mince membrane. On y trouve les mérozoïtes ou simultanément divisés ou se détachant successivement de la cellule mère. Cette schizogonie polymorphe est peut-être le caractère le plus saillant du Protozoaire que nous étudions et qui nous permettra comme on le verra plus loin d'établir sa position systématique ou tout au moins de mettre en évidence ses rapports phylogéniques avec les Myxomycètes inférieurs.

Schizogonie multiple.

Nous nous occuperons d'abord du mode de multiplication qui est de beaucoup le plus fréquent, et qui assure presque à lui seul cette pullulation extraordinaire du parasite dans l'intestin de l'hôte. Le schizonte quand il est adulte se présente sous l'aspect d'une jeune Coccidie dont il se distingue cependant par sa taille plus petite et son caryosome de moitié moins volumineux. Il est intracellulaire ou ne tarde pas à le devenir quand

il se rapproche de son évolution finale. Sa forme est régulièrement sphérique. Son protoplasma et son noyau se différencient notablement de l'état où ils se trouvaient à la période végétative. Le protoplasma est un peu sombre, finement alvéolaire et quand il est soumis à la coloration, il fixe tant soit peu le colorant. Il n'y a dans l'intérieur des alvéoles aucune espèce de granulations. La taille du parasite ne dépasse pas en ce moment 5, 6 μ mais elle va atteindre au moment de sa fragmentation 10 et 12 μ (fig. 17 et 18 Pl.VII). Le noyau est vésiculeux avec un gros caryosome et est constitué d'une membrane et d'un réticulum excessivement fin, si fin qu'on l'aperçoit à peine dans les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique. D'habitude on trouve le caryosome entouré d'une zone claire indécise (fig. 14 Pl. VII). Ce caryosome qui se colore en rouge pourpre avec la méthode de Mann ne laisse voir à son intérieur, ni inclusions, ni vacuoles. Quand le noyau se divise successivement comme cela est la règle dans la forme de schizogonie que nous étudions son volume diminue de 2 μ jusqu'à 1 ou 1/2 et alors il n'est plus reconnaissable sur les mérozoïtes que par un point fortement coloré, son caryosome (fig. 19). Mais par quel procédé se produit cette division nucléaire, nous l'ignorons complètement. Il n'y a dans nos préparations aucune figure qui puisse nous donner à cet égard la moindre indication. Nous supposons que cela doit se faire très rapidement et d'une façon très simple, par étranglement du noyau principal, ce qui nous explique aussi pourquoi aucune cellule en division n'est surprise au moment de la fixation. La forme du schizonte qui avant la division nucléaire était ronde ou sphérique commence à s'allonger jusqu'à être ovalaire ou ellipsoïde (fig. 17 et 18 Pl. VII). A ce moment il contient une douzaine de noyaux filles, autour desquels un halo clair et une espèce de cloisonnement commencent à se dessiner. Bientôt les mérozoïtes en formes de sphérules de 3, 4 μ avec leur caryosome punctiforme seront libres. Ils ont alors tous les caractères morphologiques des *Zoomyxa* à l'état végétatif (fig. 19 Pl. VII).

Forme B.

Dans la schizogonie forme B, qui se réalise comme la précédente à l'intérieur de la cellule épithéliale, la division nucléaire est simultanée ou peut-être successive mais rapide. En tout cas la fragmentation du noyau ne se fait que quand le schizonte a atteint ses dimensions définitives, et non comme dans la forme A, au fur et à mesure qu'il s'accroît (fig. 20 Pl. VII). Le nombre des grains chromatiques — car en réalité les noyaux filles sont extrêmement petits, irréguliers et ne mesurent qu'une fraction de μ — est très variable, flottant entre 10 et 30. Quand les mérozoïtes sont détachés on les trouve dans les cellules épithéliales dans des espaces clairs, ovalaires, où ils se présentent sous la forme de petites boules régulièrement arrondies avec un caryosome à peine visible même avec de forts grossissements (fig. 21 et 22 Pl. VII). Ils mesurent alors 2 μ et tant qu'ils restent ainsi emprisonnés ils s'accroissent peu, c'est à peine si leurs noyaux s'épaississent un peu. Les produits de cette seconde forme de Schizogonie sont semblables aux *Zoomyxa* figurés au n° 1 Pl. VII, et à ceux qui pénètrent dans les Coccidies (fig. 3, 4, 5, 6, et 7 Pl. VII).

Forme C.

La forme de schizogonie C se distingue des deux premières par la présence d'une très mince membrane autour du schizonte, à l'intérieur de laquelle les mérozoïtes apparaissent libres au fur et à mesure qu'ils se développent ; ce qui fait que la fragmentation du Schizonte au lieu de se produire simultanément comme dans les formes précédentes se fait progressivement. C'est là un des caractères particuliers le plus important du processus que nous allons décrire. Le début en est resté obscur. Nous n'avons pas pu trouver sur les coupes et sur les frottis le schizonte avant la division nucléaire, mais seulement tel qu'il

est représenté par la fig. 23 Pl. VII. A ce moment la cellule est déjà entourée par sa membrane et contient une infinité de grains de chromatine qui paraissent être reliés entre eux par des filaments protoplasmiques. L'aspect général du protoplasma est granuleux et la taille du schizonte ne dépasse pas 6 μ. Mais la croissance de la cellule ne s'arrête pas là, elle augmente de dimensions en même temps qu'elle évolue et quand elle mesure 10, 12 μ on trouve que les noyaux en grains ont atteint 1 μ et présentent les détails suivants. La chromatine est condensée sur leur périphérie en forme d'un anneau épaissi en un point comme le chaton d'une bague. A l'intérieur de ces petites sphérules claires aucune structure sauf parfois un granule qui est le caryosome. Quand les noyaux filles ont 2 μ. leur aspect nucléaire paraît plus évident (fig. 25 Pl. VII); très pauvres en chromatine, ils fixent à peine l'hématoxyline ferrique sauf le centre intensivement coloré où loge le caryosome. Quelques grains noirs disséminés sur leur pourtour montrent qu'ils sont encore en voie de formation et qu'ils n'ont pas acquis leur forme définitive. A partir de ce moment nous perdons la suite de l'évolution jusqu'au moment où les mérozoïtes ont déjà achevé de se former et commencent l'un après l'autre à se détacher de la cellule mère. Il faut ajouter que la fragmentation du schizonte ne se produit pas simultanément ; alors que la moitié est divisée en mérozoïtes on trouve encore l'autre moitié, parsemée de noyaux, ayant conservé toute leur intégrité (fig. 26 et 27 Pl. VII). Dans ces deux figures la schizogonie est en voie de développement et tandis que d'une part les mérozoïtes sont déjà formés, le reste de la cellule n'est même pas divisé. Dans une zone intermédiaire on voit ces mérozoïtes dans un état transitoire.

La forme et la structure des mérozoïtes, produit de la schizogonie forme C, se distinguent totalement des mérozoïtes précédemment décrits. Ils ont manifestement l'aspect d'organismes, amiboïdes, avec leur contour irrégulièrement rond et une petite vacuole le plus souvent périphérique, qu'on observe

assez fréquemment aussi à leur intérieur (fig. 26 et 27 Pl. VII). Leur taille ne dépasse pas 3, 4 μ, parfois même elle est sensiblement moindre. La structure fine de ces mérozoïtes est remarquable surtout par le noyau réduit tantôt à un grain de chromatine, centralement situé tantôt à plusieurs, mais alors plus fins, plus ténus et dispersés surtout dans les parties périphériques du protoplasma. Toutes ces particularités, entre autres l'existence d'un vacuole, rappellent beaucoup les germes amiboïdes des Myxomycètes dont il sera question dans un moment quand nous décrirons la forme de schizogonie D dont les mérozoïtes possèdent cette ressemblance d'une façon plus accusée. Le protoplasma des mérozoïtes C n'est pas franchement alvéolaire mais il est traversé par des filaments entre-croisés qui paraissent aboutir tous au noyau (voir fig. 27). En tout cas il n'est pas homogène et est rempli de granulations de tailles différentes, dont il est difficile de déterminer la nature. La schizogonie qui vient d'être décrite était assez fréquente, peut-être un peu moins que la forme A, dans l'infection de la Tanche.

Forme D.

Cette forme est plus rare que les précédentes. Elle présente une très grande importance par le processus qu'elle suit et par les mérozoïtes qu'elle produit. Il s'agit, en principe de la fragmentation d'une cellule, mais elle n'intéresse pas tout le protoplasma du schizonte. Une portion périphérique reste intacte et sert, comme une sorte de capsule, à contenir les mérozoïtes formés (fig. 28 et 29 Pl. VII). A vrai dire on peut parler autant ici d'une schizogonie que d'un enkystement, naturellement exempt de phénomènes sexuels. Nous verrons dans un moment que cette schizogonie évoluant à l'intérieur d'un kyste est un fait très commun chez les Myxomycètes inférieurs.

On trouve ces kystes schizogoniques dans le mucus accolés à la paroi intestinale. Ils sont ronds ou ovales, plus ou moins réguliers, atteignant une dimension de 8 à 10 μ. Leur paroi

extérieurement assez unie est irrégulière et déchiquetée sur sa surface interne, et naturellement d'une épaisseur variable. Cette paroi n'a nullement l'aspect gélatineux ou membraniforme elle est constituée comme nous l'avons dit d'une portion protoplasmique qui n'a subi aucune modification et a conservé nettement sa structure alvéolaire (voir fig. 28). Par ce fait même on pourrait nous objecter qu'il n'y a pas lieu de conserver dans ce cas le terme de kyste, mais quelles que soient la nature et la structure des parois à l'abri desquelles la schizogonie s'effectue nous trouvons légitime l'usage de ce terme ainsi que l'expression *schizogonie endokystique.*

Le nombre des mérozoïtes peut être de 6 à 12 et toujours variable de taille (de 2 à 4 μ). Leur aspect n'évoque aucune forme géométrique mais donne l'impression (après fixation) d'êtres amiboïdes surpris instantanément dans leur mouvement. La présence chez la plupart d'entre eux d'une vacuole périphérique, renforce cette idée. Les mérozoïtes ont un protoplasma franchement alvéolaire et nu, renfermant comme dans la forme C des granulations abondantes qui fixent tant soit peu les colorants. Quant à leur noyau il se réduit jusqu'à l'éclosion du kyste à quelques granulations de chromatine de différentes grosseurs, parsemées de préférence sur leur périphérie. Mais après l'éclosion ces granulations se ressemblent en une grosse boule d'un demi μ qui se place alors capricieusement tantôt au centre, tantôt sur les bords du mérozoïte (fig. 29 Pl. VII) ainsi que cela a lieu d'ailleurs dans les formes végétatives du parasite.

Quelle est la conclusion à tirer de tout ce qui précède au point de vue de la position systématique du *Zoomyxa ?* On connaît chez les Myxomycètes inférieures, chez les *Monadinae azoosporae* par exemple, l'existence de kystes non durables dont l'éclosion produit des germes à flagelles ou amiboïdes, auxquels Zopf (**1885**) a donné respectivement les noms de *Zoocystes à amoebes* et *Zoocystes à zoos pores* : Zoosporenbildenden Zoocysten (*Zoocystae zoosporiparae*), et Amœbenerzeugenden Zoocysten (*Zoocystae amœbiparae*). Nous trouvons la plus grande analogie

morphologique et surtout fonctionnelle, entre les kystes que nous venons de décrire (formes C et D) et les zoocystes à amœbes des Monadinæ inférieurs tous les deux dépourvus des caractères essentiels des kystes durables à savoir la copulation avant l'enkystement, et servant uniquement à une multiplication de l'espèce sur place, soit à l'air libre soit à l'état parasitaire. Nous voulons adopter le terme de *Zoocyste* sans aucune adjonction, pour les schizontes des formes C et D, indiquant plus spécialement une période entre le début de l'enkystement et l'éclosion finale. D'ailleurs aucune expression appartenant à la littérature des Sporozoaires ne peut être dans notre cas plus expressive et plus exacte ; celle que nous acceptons a au moins l'avantage d'évoquer l'étroite parenté entre les *Monadinæ* inférieurs et le *Zoomyxa*. Nous reviendrons, d'ailleurs avec plus de détails, sur ce dernier point quand il sera question de la position systématique de notre parasite.

Il n'est pas facile d'interpréter d'une façon sûre l'existence de ces quatre types de schizogonie. Il n'y en a d'ailleurs aucun exemple chez les Protozoaires parasites. Cette forme multiple de reproduction n'a été constatée jusqu'ici que chez certains Champignons inférieurs qu'avec beaucoup de raison un grand nombre d'auteurs considèrent comme appartenant au règne animal. Pour ce qui est de la valeur et de la signification de chacune de ces quatre formes, nous pensons comme bien d'autres l'ont fait pour les Coccidies, que parmi elles, une ou deux, pourrait servir à la production des cellules sexuelles.

La copulation existe chez les *Zoomyxa Legeri* et assure la reproduction exogène.

Evolution sexuelle.

Il y a dans nos préparations en abondance un groupe de kystes d'un aspect à tel point différent de ceux précédemment étudiés qu'ils ne peuvent en aucune façon être confondus entre eux. L'existence d'une épaisse membrane autour de ces nou-

veaux kystes, l'aspect et la disposition de leur contenu ne laissent subsister sur ce point aucun doute (fig. 38 et 39 Pl. VII). Ajoutons que jamais nous ne les avons trouvés fixés au moment de leur éclosion ou immédiatement après, avec éparpillement de germes récemment échappés, comme nous l'avons fait plus d'une fois pour ce qui concerne les zoocystes (fig. 29 Pl. VII). D'autre part il existe une série de cellules appartenant à notre parasite qui démontrent par leur aspect et par leur structure entière qu'elles font partie d'une évolution sexuelle depuis la production des microgamètes jusqu'à celle du sporonte sauf peut-être un ou deux stades intermédiaires d'une importance secondaire. Et il ne pourrait être ici question d'une confusion avec un groupe de cellules coccidiennes, car outre l'extrême petitesse des éléments de *Zoomyxa* il y a plus d'un détail de leur morphologie qui exclut toute cause d'erreur. Il y a donc lieu de considérer pour notre parasite malgré l'absence d'observations à l'état frais, une multiplication endogène, schizogonie, que nous avons déjà examinée, et une multiplication exogène, la sporogonie dont nous nous occuperons immédiatement.

Sporogonie.

Micro et Macrogamètes.

Le microgamétocyte est une cellule ronde et nue de 5 à 6 μ (fig. 30 Pl. VII). Son protoplasma très semblable à celui des formes indifférentes a un aspect hyalin avec des stries concentriques périnucléaires ; sa structure très dense et très serrée laisse voir peu de détails. Il ne contient aucune granulation. Son noyau sphérique très massif, très riche en chromatine est naturellement colorable d'une façon très intense. Une zone claire et étroite entoure cette masse uniforme de chromatine que nous considérons comme un gros caryosome. Nous n'avons aucune notion sur le mode de division de ce noyau qui est le point de départ de l'évolution des microgamétocytes. Nous les avons toujours trouvés dans nos préparations après que cette division a eu lieu

soit à l'état libre dans le contenu intestinal soit dans les cellules épithéliales. Nous en avons même observé dans la région submuqueuse, ce qui démontre que les *Zoomyxa* traversent la membrane basale. Ils présentent alors dans leur intérieur, une infinité de petits noyaux en forme de corpuscules ronds, disposés tantôt marginalement tantôt pêle-mêle dans le corps protoplasmique (fig. 31 et 32 Pl. VII). Chaque noyau a 1 4 μ et est plus petit qu'un Coccus bactérien. L'évolution du microgamète se poursuit exactement selon le processus observé chez les Coccidies. C'est toujours la même orientation périphérique des noyaux, leur vacuolisation, etc. (fig. 33, 34 et 35 Pl. VII). Le microgamète adulte a la forme d'une petite virgule, mesurant à peine 1 μ. Il est légèrement incurvé et plus épais à une extrémité qu'à l'autre, mais il a ses deux bouts pointus. (Fig. 35, a). Il nous est impossible de dire s'il est mobile et s'il possède des flagelles.

Nous n'insistons pas davantage sur ces détails car n'ayant pas fait de recherches sur du matériel à l'état frais nos observations sont restées à cet égard forcément limitées.

Le macrogamète est rond ; il mesure 5 à 6 μ. Son protoplasma d'une structure alvéolaire nette le distingue aisément du microgamète (fig. 37 Pl. VII). Il contient quelques rares granulations qu'on ne peut pas assimiler à celles des Coccidies. Le noyau rond, compact, possède les mêmes caractères morphologiques que nous avons trouvés chez le microgamète, il s'en distingue cependant par l'absence du halo clair. Etant donné le volume considérable de ce noyau et la toute petite dimension des spermatozoïdes on peut soupçonner l'existence de phénomènes d'épuration avant la copulation. Malheureusement nous n'avons pu saisir aucun détail sur ce point qui reste à élucider ainsi que la copulation.

Sporonte et kystes durables.

Après la fécondation il se forme comme chez les Coccidies une capsule épaisse autour de la copula (fig. 36 Pl. VII) et qui rap-

pelle beaucoup la membrane des kystes des Amœbes. Elle est large de 1 à 2 μ, d'aspect fibrillaire et comme ces dernières elle est à double contour. Les stries parallèles et concentriques indiquent qu'elle est formée de plusieurs couches successives. Quant à sa nature elle est probablement gélatineuse. Le sporonte a 7, 8 μ de longueur sur 5, 6 de largeur. Il présente une forme ellipsoïdale très régulière, qui est très constante. Son noyau rond et massif n'a pas une structure définie. Une couche externe plus claire, néanmoins encore assez surchargée de chromatine entoure la masse centrale. Son protoplasma très granuleux contient une grande quantité de substance nucléaire en forme de grains qui se localisent aux deux pôles de la cellule. — Est-ce du chromidium ? — Dans ce cas quel est son rôle ? (La figure 36 a été obtenue par une coloration au carmin boracique).

Les kystes durables mûrissent à l'intérieur de l'organisme infesté et on en trouve beaucoup plus dans la couche épithéliale que dans le mucus intestinal. Leur forme, leur taille et leur membrane ont les mêmes caractères que chez le sporonte. Chaque kyste contient de 6 à 12 germes, ayant un diamètre de 2 μ. Ces germes ou sporozoïtes sont ronds ou bien ils ont l'aspect des formes végétatives que nous avons étudiées au début de ce travail et comme chez ces dernières leur protoplasma finement granuleux, presque hyalin, contient avec quelques grains de chromatine, capricieusement disséminés, un petit noyau en sphérule. Ils sont disposés marginalement à l'intérieur du kyste, accolés à la surface interne de la paroi et se trouvent à des distances égales les uns des autres. Le protoplasma du kyste est riche en granulations dont nous n'avons pu déterminer la nature et qui doivent servir probablement aux germes comme substance de réserve. Nous ne pourrons rien ajouter en ce qui concerne l'éclosion des kystes durables n'ayant fait à ce sujet aucune observation.

Maladie du Coccidium Rouxi produit par les Zoomyxa Legeri

Il a été dit plus haut que les *Zoomyxa Legeri* attaquaient les Coccidies avec lesquelles d'ailleurs ils produisaient chez la Tanche une infection mixte. Nous étudierons dans ce chapitre les différentes modalités de ce parasitisme pour ainsi dire superposé, et nous essaierons d'esquisser les lésions qui en résultent pour la cellule hôte. Les *Zoomyxa Legeri* produisent chez les Coccidies des altérations profondes portant sur leurs protoplasmas, leur noyaux, et surtout leurs caryosomes. Ce n'est pas d'une action mécanique qu'il s'agit ici, à la manière des micro et sarcosporidies qui envahissent une fibre musculaire. Les *Zoomyxa* ne pénètrent pas en nombre considérable dans la Coccidie et n'y prolifèrent pas non plus d'une façon extraordinaire. Leur effet nocif est plutôt dû aux sécrétions toxiques qu'ils doivent posséder et dont l'action semble encore plus grande dans les parties de la cellule attaquée, où ils ne pénètrent jamais ; comme le noyau, et le karyosome. C'est à l'état jeune et végétatif que les parasites attaquent leurs victimes (fig. 3, 4, 5, 6 et 7 Pl. VII) se cantonnant dans le protoplasma autour du noyau, sans pouvoir jamais franchir la membrane nucléaire tant que celle-ci est intacte. Malgré cela les lésions nucléaires et karyosomiques précèdent celles du protoplasma, et elles se manifestent tout d'abord par une énorme hypertrophie généralisée. La membrane et le réseau sont sensiblement épaissis, il y a même une forte hydropisie du noyau qui augmente considérablement son volume. Ces signes pathologiques précoces se produisent non seulement chez les Coccidies parasitées mais même chez celles qui se trouvent à proximité et paraissent indemnes. (Fig. 12 et 13 Pl. VII). Cela prouve encore une fois que l'influence nuisible des *Zoomyxa* peut aisément se produire à distance, et cela ne peut être dû, en bonne logique, qu'à ses sécrétions solubles et diffusibles. Nous avons représenté dans la figure 3 une Coccidie qui héberge quelques parasites. L'infection paraît être

à son début si on prend en considération l'état relativement normal du protoplasma, et cependant tout le système nucléaire est déjà profondément altéré. Le noyau a perdu sa forme caractéristique. Sa membrane est épaissie et ratatinée s'est transformé en un sac. Il n'y a plus trace de réseau nucléaire qui s'est dissous en une espèce de nuage et qui flotte dans le suc du noyau. Le karyosome légèrement atrophié laisse voir une multitude de petites vacuoles. Mais là ne s'arrête pas l'évolution pathologique et elle peut aboutir jusqu'à la complète destruction du noyau. Les figures 4 et 5 (Pl. VII) représentent deux Coccidies parasitées dont les noyaux sont à différentes étapes très avancées de cette évolution. Chez toutes les deux le karyosome excessivement hypertrophié atteint un volume presque double du volume normal. Dans l'un il y a une vacuolisation remarquable, donnant à l'organe un aspect spongieux, et dans l'autre une fonte de la chromatine, une véritable nucléolyse, si l'on peut s'exprimer ainsi. Dans cette dernière Coccidie il y a encore à signaler une lésion très caractéristique pour l'infection que nous étudions, et qui consiste en un immense bourgeonnement en cul-de-sac de la membrane nucléaire vers le protoplasma. On pourrait appeler cette altération *bourgeonnement en bec du noyau* et ce serait pour nous un signe évident d'une dégénérescence toxique de ce dernier. Les figures 8 et 9 (Pl. VII) sont deux exemples typiques de ce qui précède.

Nous arrivons enfin à la description de la dernière étape de cette évolution qui est la destruction du noyau (fig. 6 et 7 Pl. VII). Chez les Coccidies dessinées dans ces figures il n'y a plus que des vestiges de noyau. Quelques portions de la membrane et du karyosome transformées en une masse informe sont refoulées dans un coin de la cellule qui ne va pas tarder à disparaître totalement. Quant au protoplasma, ses lésions ne deviennent visibles que bien longtemps après celles du noyau. Elles consistent en un changement de structure, d'alvéolaire qu'il était, il devient réticulaire. Car les alvéoles paraissent vides ou à peu près, leurs parois au lieu d'être tendues sont

flasques, amincies et en partie déchiquetées. Après une coloration plasmatique (Lichtgrün ou bleu de Lyon) on s'aperçoit même que les travées à l'exemple du réseau chromatique du noyau ont subi une certaine action dissolvante de la part du parasite, ou plus exactement de ses sécrétions. Il y a donc ici un processus similaire de celui que nous avons observé chez le noyau. L'émaciation et la disparition progressive du protoplasma peut devenir grave à tel point qu'il se forme alors dans son intérieur des vacuoles plus ou moins grandes, dont quelques-uns en se réunissant donnent lieu à d'immenses cavités (fig. 6 Pl. VII). Ces lésions vacuolaires, et cavitaires attestent la mort de la Coccidie et tout ce qui reste n'est plus que des vestiges cadavériques du Sporozoaire.

Avant de finir ce chapitre nous voulons dire deux mots sur la variation du volume des parasites et la probabilité de leur multiplication intracoccidienne. Chez les Coccidies envahies par les *Zoomyxa* on trouve ces derniers très souvent d'une taille, égale, bien que celle-ci puisse varier d'un cas à l'autre. Qu'on jette un coup d'œil sur les figures 3, 4 et 5 Pl. VII et on verra combien ce fait est évident. Les parasites qui mesurent à l'état libre 1 à 4 μ, sont dans la figure 5 d'une dimension tellement réduite qu'ils paraissent plus petits qu'un Coccus bactérien, c'est qu'en effet, ils atteignent à peine le tiers d'un μ. A leur intérieur aucun détail de structure n'est visible, et ils se colorent uniformément. Avec de très forts grossissements on constate cependant qu'ils sont constitués d'une petite portion protoplasmique avec, pour noyau, un granule de chromatine (fig. 5. a). L'extrême petitesse du parasite d'une part, l'égalité de ses dimensions au sein des Coccidies envahies, de l'autre, suggèrent l'idée d'une division multiple et rapide. Etant donné surtout qu'à l'état parasitaire, c'est-à-dire à l'intérieur des Coccidies les *Zoomyxa* se réunissent en amas (fig. 4) et que d'autre part, la production de si petits individus n'a été observée dans aucune des quatre formes de schizogonie précédemment étudiées, l'hypothèse d'un nouveau mode de pullulation intra-

coccidienne devient de plus en plus vraisemblable. Il est regrettable seulement que malgré des recherches réitérées nous n'ayons trouvé dans nos préparations aucune figure capable d'étayer notre opinion.

De tout ce qui précède nous tirons la conclusion que le *Zoomyxa Legeri* n'est pas pour *Coccidium Rouxi* un parasite, bénin, une espèce de commensal. Son action pathogène est réelle et grave, se traduisant par un processus dégénératif et dissolvant qui aboutit par étapes successives à la disparition totale de la cellule coccidienne. Mais alors on peut se demander si cette influence nocive n'a pas pu agir aussi sur l'organisme du poisson qui hébergeait ces deux parasites et dans ce cas quel est celui qui a pu produire la diarrhée aiguë observée chez la Tanche. Dans une infection mixte il est souvent difficile de faire la part de nocivité de chacun des agents pathogènes. En tous les cas le *Zoomyxa Legeri*, est à notre connaissance, le premier parasite signalé chez les Coccidies, et il est à comparer dans l'histoire des Sporozoaires au *Metchnikovella* vis-à-vis des Grégarines.

Position systématique du Zoomyxa Legeri.

Ce parasite par sa génération alternante, sexuelle et asexuelle, est un Protiste, mais fait-il partie des Sporozoaires ? Il pourrait à la rigueur être considéré comme une Haplosporidie mais ceci ne nous renseigne guère sur ses affinités systématiques. D'autre part on ne peut nier ses analogies avec le parasite décrit par A. Schneider en **1884** sous le nom de *Chytridiopsis socius* chez le *Blaps*, et dont tout dernièrement Leger et Duboscq ont donné une description plus détaillée dans une note provisoire (**1909**). Cette analogie réside surtout dans les formes végétatives des deux parasites, et en particulier dans la schizogonie et les mérozoïtes. Les kystes durables du *Chytridiopsis* sont toutefois fort différents de ceux de *Zoomyxa*. Les pre-

miers très régulièrement sphériques ont une membrane à double contour, tandis que les seconds tout à fait ellipsoïdaux ont une membrane gélatineuse, épaisse, et à aspect fibrillaire, Tous ces détails prouvent qu'entre ces deux parasites malgré l'existence des points communs touchant leur morphologie il y a de notables écarts quant à leur évolution ; et bien qu'ils puissent appartenir ensemble à un même groupe général chacun d'eux doit en former une section à part. Au cours de cet exposé nous avons vu que, bien des caractères structuraux et évolutifs de *Zoomyxa Legeri* présentaient une analogie frappante avec les Myxomycètes inférieures, notamment ce multiple mode de schizogonie parfois évoluant à l'intérieur d'un kyste et donnant lieu à l'éclosion des germes amœboïdes avec une vésicule, particularités qui sont souvent observées chez les *Monadinæ azoosporæ*. Il est bien probable que le *Zoomyxa* ait appartenu à l'origine à ce dernier groupe ; et par un long parasitisme ait perdu une partie de ses caractères primitifs pour en acquérir de nouveaux plus en rapport avec sa vie nouvelle. Quoi qu'il en soit, sans nous soucier davantage d'une position plus précise de notre parasite, ce qui ne sera possible que par de nouvelles études faites sur d'autres êtres analogues nous créons pour lui un genre nouveau le genre *Zoomyxa* en le regardant comme dérivé des *Mycetozoa* ; et, pour désigner l'espèce nous choisirons le nom de *Legeri* en le dédiant au distingué professeur de Zoologie de l'Université de Grenoble.

Grenoble, avril 1909

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Blanchard (R.) Les Coccidies et leur rôle pathogène. Causeries scientifiques. Soc. Zool. de France. Année 1900, nº 5.

De Bary. Mycetozoen, 1864.

Broman. Uber atypische Spermien und ihre moegliche Bedeutung. (*Anat. Anz.* Bd. XXI, nº 18 et 19, 1902).

DANGEARD. Contribution à l'étude des Acrosiées. (*Le Botaniste* 5e série T. I.), 1896.

GÖBEL. *Tetr'amyxa parasitica* in Flora nº 3, Taf. VII, 1884.)

LABBÉ. Recherches zoologiques, cytologiques, et biologiques sur les Coccidies. (*Arch. Zool. expér.* vol. 4, 1896.)

LABBÉ. Sporozoa. Das Tierreich, eine zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen Berlin 1899, Lief. 5. (1899.)

LAVERAN (A.) *Coccidium Metchnikovi*, n. sp. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, Vol. 49).

LÉGER (L.) Etudes sur les Coccidies, Evolution. Relation avec les Grégarines. Classification (1897). *Bul. Scient. de la France et de la Belg. Tome XXX.*

LÉGER (L.) Essai sur la classification des Coccidies et description de quelques espèces nouvelles ou peu connues. (*Bul. du Muséum de Marseille* T. I, 1898.)

LÉGER (L.) Sur la présence d'une Coccidie cœlomique chez Olocrates abbreviatus Ol. (*Arch. Zool. exper.* 1900. *Notes et revues*, nº 1-2.)

LÉGER (L) et E. HESSE. Sur un nouveau protiste parasite des *Otiorhynques* (*C. R. Soc. Biol.* Paris Tome LVIII, p. 92.)

LÉGER (L.) Mycetozoaires endoparasites des Insectes. I *Sporomyxa scauri* nov. gen. nov. spec. (*Arch. f. Protestenk.* Bd. XII, 1908.)

LÉGER (L) et O. DUBOSCQ. Sur les *Chytripdiopsis* et leur évolution. (*Arch. de Zool. exper. Notes et revues*, 1909.)

LÜHE (M.) Ergebnisse der neueren Sporozoenforschnug. I. Entwicklungsgeschichte der Coccidien. (*Centralb. f. Bakt. etc. I. Abteilung* Bd. XXVII, nº 10/11, 1900.)

LÜHE (M.) Coccidien literatur der letzten vier Jahre. (*Zool. Centralb. Johy* X. 1903.)

MESNIL (F.) Essai sur la classification et l'origine des Sporozoaires. (*Cinquantenaire de la Soc. de Biol. Paris* 1899.)

MESNIL (F.) Les travaux récents sur les Coccidies. (*Bul. d. Institut Pasteur.* T. I, nº 12-13, 1903.)

MOROFF (Th.) und J. FIEBIGER. Uber *Eimeria subepithelialis* n, sp. (*Arch. f. Protistenk.* Bd. VI, 1905).

MOROFF (Th.) Untersuchungen über Coccidien, I. *Adelea Zonula* n. sp. (*Arch. f. Protist.* Bd. VIII, 1906).

NAVASCHIN. Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora brassicae* Woron. (*Flora*, Bd. 86.)

PEREZ (M.) Sur une Coccidie nouvelle, *Adelea Mesnili* (n. sp.) parasite cœlomique d'un Lépidoptère. (*C. R. Soc. Biol. Paris* Ser. II. V. I, 1899.)

PEREZ (M.) Le cycle évolutif de l'*Adelea Mesnili.* (*Arch. f. Protistenk.* Bd. II, 1903.)

PODWYSSOTZKI. Myxomyceten resp. *Plasmodiophora brassicae* Woron. als Erreger d. Geschwülste der Tiere. (*Centrabl. f. Bakt.* Bd. 27, nº 3, 1900.)

PODWYSSOTZKI. Uber die experimentelle Erzeugung von parasiten Myxomyceten. Geschwülsten vermittels Impfung von *Plasmodiophora.* (*Zeitsch. f. Klin. Med.* Bd. 47, 1902.)

PROWAZEK (Von S.) Uber den Erreger der kolhernie *Plasmodiophora Brassicae* Woron, in die Einschlüsse in den Carcinomzellen. (*Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte* Bd. XXII, Heft 2.)

SCHAUDINN (F.) und M. Siedlecki : Beiträge zur Kenntnis der Coccidien (*Verh. d. Deutsch. Zoolog. Ges.* 1897.)

SCHAUDINN (F.) Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien (*Zool. Johib. Abt. f. Anat. u. Ontolog. der Tur.* Bd. 13, 1900.)

SCHAUDINN (F.) Studien über Krankheitserregende Protozoen. I *Cyclospora caryolytica,* der Erreger der perniciören Enteritis des Maulwurfs. (*Arb. a. d. Kais. Gesundheistsamte zu Berlin* B. 18, 1902.)

SIEDLECKI (M.) Uber die Struktur und die Lebensgeschichte von *Caryotropha Mesnilii.* Mémoire présenté à la séance du 6 mai 1907. (*Académie des Sciences, Cracovie* .)

SCHRÖTER. Myxomycètes in die natürlichen Pflanzenfamilien von Engler und Prandtl. I Teil. Abf. Leipzig, 1897.

ZOPF (W.) Die Pilztiere oder Schleimpiltze, 1885.

ZOPF (W.) Sitz-Ber. d. botan. Vereins der Provinz Brandenburg. Juin 1882.

ZOPF (W.) Uber einen neuen Schlempiltz in Schweinekörper Haplocucus reticulatus. (*Biol. Centrabl.* 1883, Bd. II, nº 22.)

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche VI

Les figures suivantes ont été obtenues par coloration à l'hématoxyline ferrique.

FIG. 1. Coccidies de différents âges.

FIG. 2. Schizonte à noyaux multiples.

FIG. 3. Schizonte à la dernière période de son développement, avant le détachement des mérozoïtes.

FIG. 4. Un sporozoïte libre.

FIG. 5. Un mérozoïte libre.

FIG. 6. Microgamètes de taille moyenne.

FIG. 7. Microgamètes de taille moyenne achevant leur développement ; le microgamétocyte se trouve inclus dans une cellule épithéliale.

FIG. 8. Un mérozoïte libre, très développé, d'une taille anormale, avec structure alvéolaire et granulations.

FIG. 9-16. Schizontes naines, avec un petit nombre de mérozoïtes.

FIG. 10. Microgamétocyte avec multiples noyaux filles, orientés périphériquement.

FIG. 11. Microgamétocyte avec multiples noyaux filles orientés périphériquement et vacuolisés ; le microgamétocyte est inclus à l'intérieur d'une cellule épithéliale avec trois autres jeunes Coccidies.

FIG. 12. Microgamétocyte avec des microgamètes assez développés en forme de virgule.

FIG. 13. La même période, avec des microgamètes plus développés.

FIG. 14. Microgamètes complètement développés sur le point d'être libres, entourant un reliquat sphérique.

FIG. 15-17. Microgamétocytes à microgamètes très pauvres en chromatine, (a) un microg. libre ayant fini son développement.

FIG. 18. Microgamètes libres de grosse taille.

FIG. 19. Microgamétocyte avec microgamètes de toute petite taille, le tout inclus dans une cellule épithéliale.

FIG. 20. Macrogamète en forme ovalaire avec un petit caryosome.

FIG. 21. Microgamète à la fin de son développement.

FIG. 22. Copula.

FIG. 23. Kyste durable avec 4 sporocystes.

FIG. 24. Jeunes Coccidies envahissant la couche épithéliale au fond d'un pli entre deux villosités intestinales.

FIG. 25. L'extrémité d'une villosité intestinale envahie par une nuée de Coccidies de tout âge lesquelles sont parasitées à leur tour pas de nombreux Zoomyxa Legeri.

Planche VII

Les figures suivantes sont obtenues par la coloration àl'hématoxyline ferriques.

FIG. 1. Zoomyxa Legeri à l'état végétatif de différents âges et taille.

FIG. 2. Zoomyxa Legeri adulte à l'état végétatif. Formes variées provoquées par son amiboïsme

FIG. 3. Un macrogamète du Coccidium Rouxi envahi par de jeunes Zoomixa Legeri. Noyau du macrogamète très altéré : karyosome vacuolaire dont la chromatine en partiedissoute. Il forme tout autour une atmosphère nuageuse.

FIG. 4. Coccidie envahie par le Zoomyxa Legeri encore plus jeune et de taille plus petite. Noyau d'un hôte très altéré ; karyosome énormément hypertrophié laisse voir des vacuoles qui à l'état normal n'existent pas.

FIG. 5. Coccidie très altérée. Les Zoomyxa Legeri sont d'un volume excessivement petit à peine 1/3 de μ. A un fort grossissement on voit cependant (a) qu'ils sont formés par une masse protoplasmique avec au centre ou sur la marge un grain de chromatine (son noyau). Le noyau d'un hôte profondémenet modifié présente une déformation que nous avons appelée « altération en bec ». Le karyosome est sur le point de se dissoudre (nucléolyse).

FIG. 6-7. Cellules coccidiennes détruites. Plus de structure alvéolaire. Nombreux parasites à l'intérieur.

FIG. 8-9. Deux cellules coccidiennes envahies par les zoomyxa Legeri. Ceux-ci n'ont pas pénétré à l'intérieur du noyau mais l'ont quand même atéré (altération en bec). Le noyau des Zoomyxa Legeri sont rejetés de côté comme une calotte semi-lunaire qui va prendre dans la suite une forme arrondie. Un parasite recémment échappé à la cellule hôte reste attaché à cette dernière et présente un noyau réduit.

FIG. 10-11. Sporontes altérés. Le premier contient trois parasites.

FIG. 12-13. Coccidies altérées. Le noyau de la seconde est atteint d'hydropisie.

FIG. 14. Schizonte adulte du Zoomyxa Legeri (Schizogomie).

FIG. 15-16-17. Le même présentant des noyaux divisés.

FIG. 18. Schizonte dont le protoplasma est cloisonné. Stade précédant la fragmentation.

FIG. 19. Mérozoïtes développés se détachant de la cellule mère.

Fig. 20-21-22. Trois périodes successives de la schizogonie B.

Fig. 23-24-25. Evolution des noyaux à l'intérieur du schizonte (schizogonie C).

Fig. 26-27. Schizonte en voie de fragmentation. Mérozoïtes développés sont maintenus rassemblés à l'intérieur d'une membrane. Dans le premier, mérozoïtes avec vacuole.

Fig. 28. Kyste schizogonique du Zoomyxa Legeri, avec des mérozoïtes de différentes formes et tailles. Deux de ces derniers présentent une vacuole (schizogonie D).

Fig. 29. Kyste schizogonique en éclosion observé dans le contenu intestinal, et donnant lieu à des mérozoïtes amiboïdes d'une structure très alvéolaire ; plusieurs d'entre eux présentent une vacuole.

Fig. 30. Microgamétocyte de Zoomyxa Legeri.

Fig. 31-32-33. Microgamétocyte avec multiple noyaux filles.

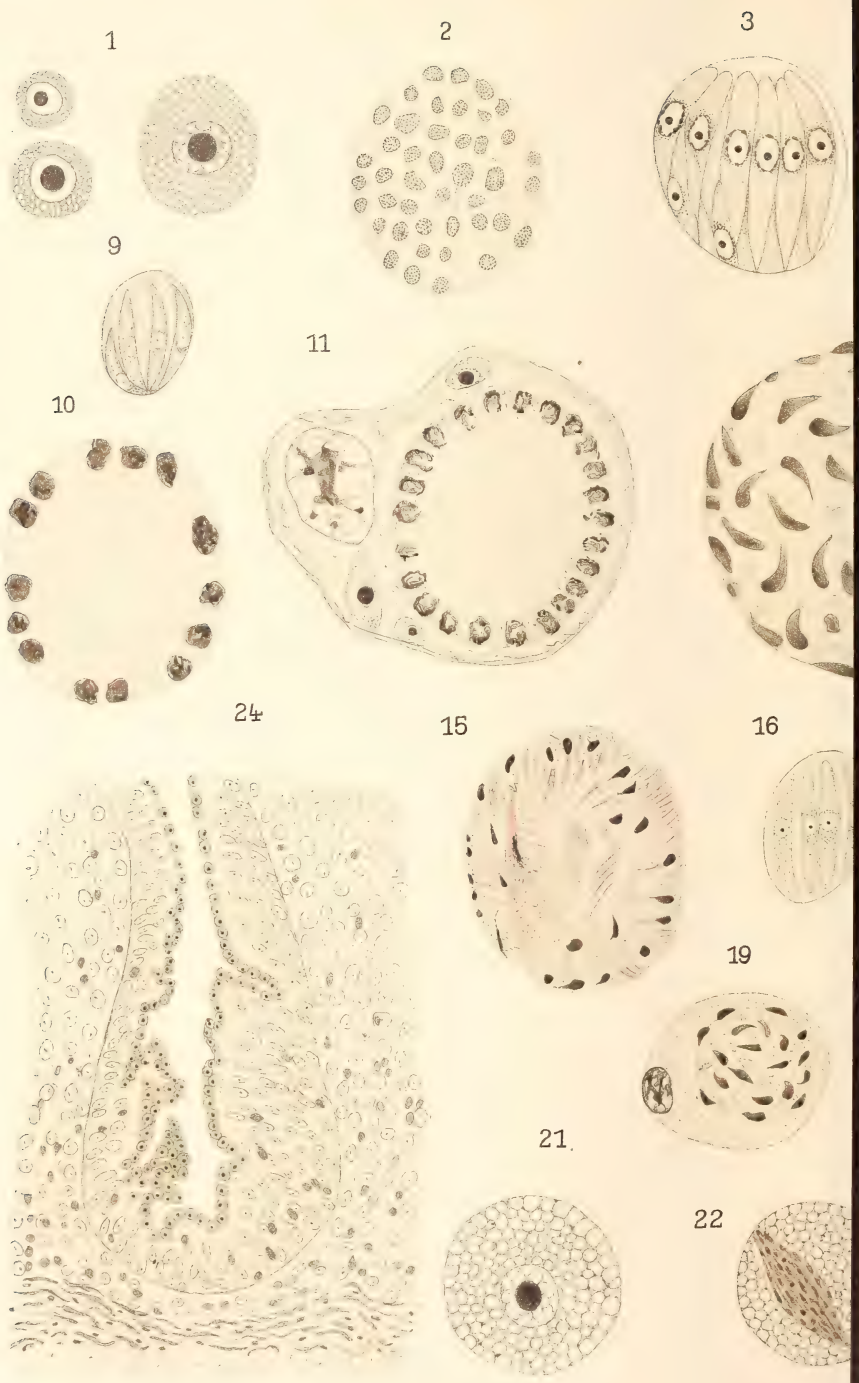
Fig. 34. Noyaux filles en orientation périphérique.

Fig. 35. Microgamétocyte avec microgamètes complètement développés; en (a) un de ces derniers isolé.

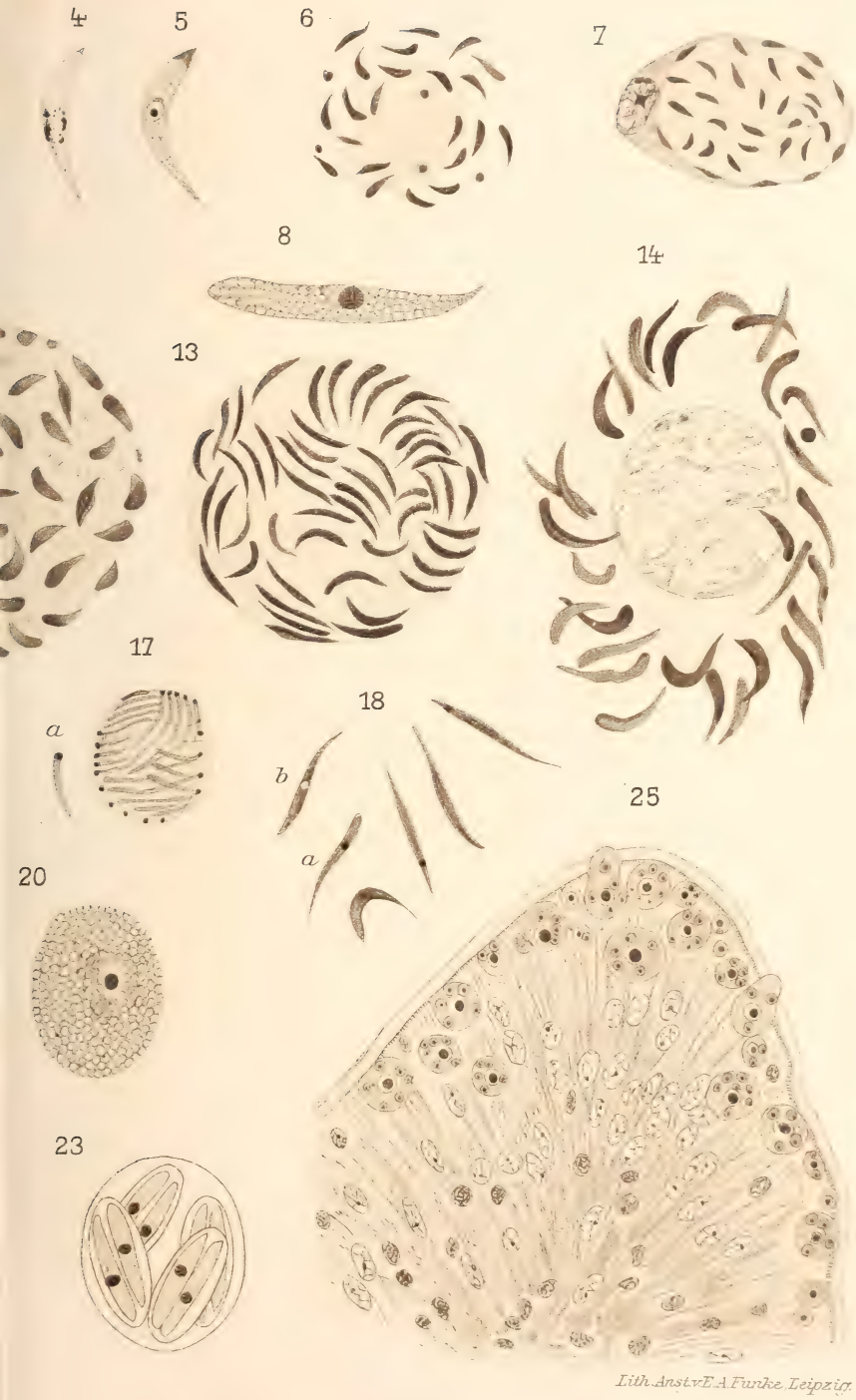
Fig. 36. Sporonte de Zoomyxa Legeri, trouvé inclus dans le tissu épithélial.

Fig. 37. Macrogamète.

Fig. 38-39. Kystes durables, avec à l'intérier des germes à l'état nu, et de nombre variable.

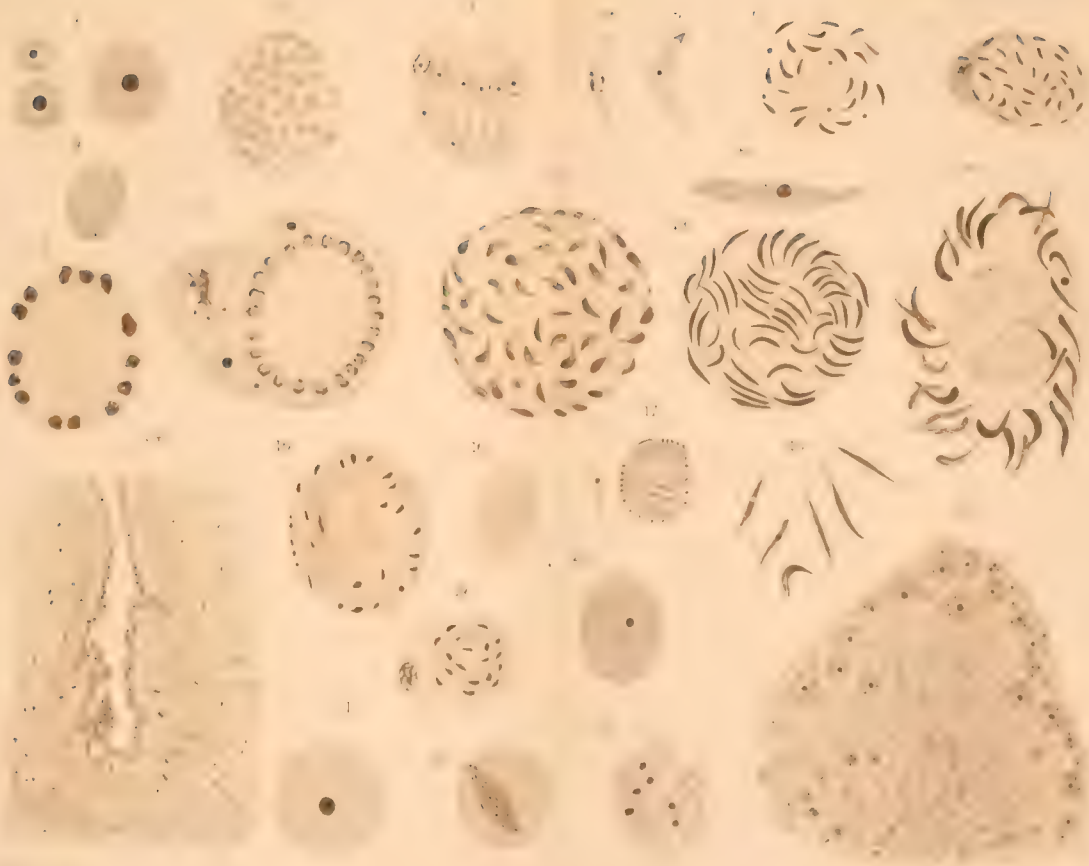


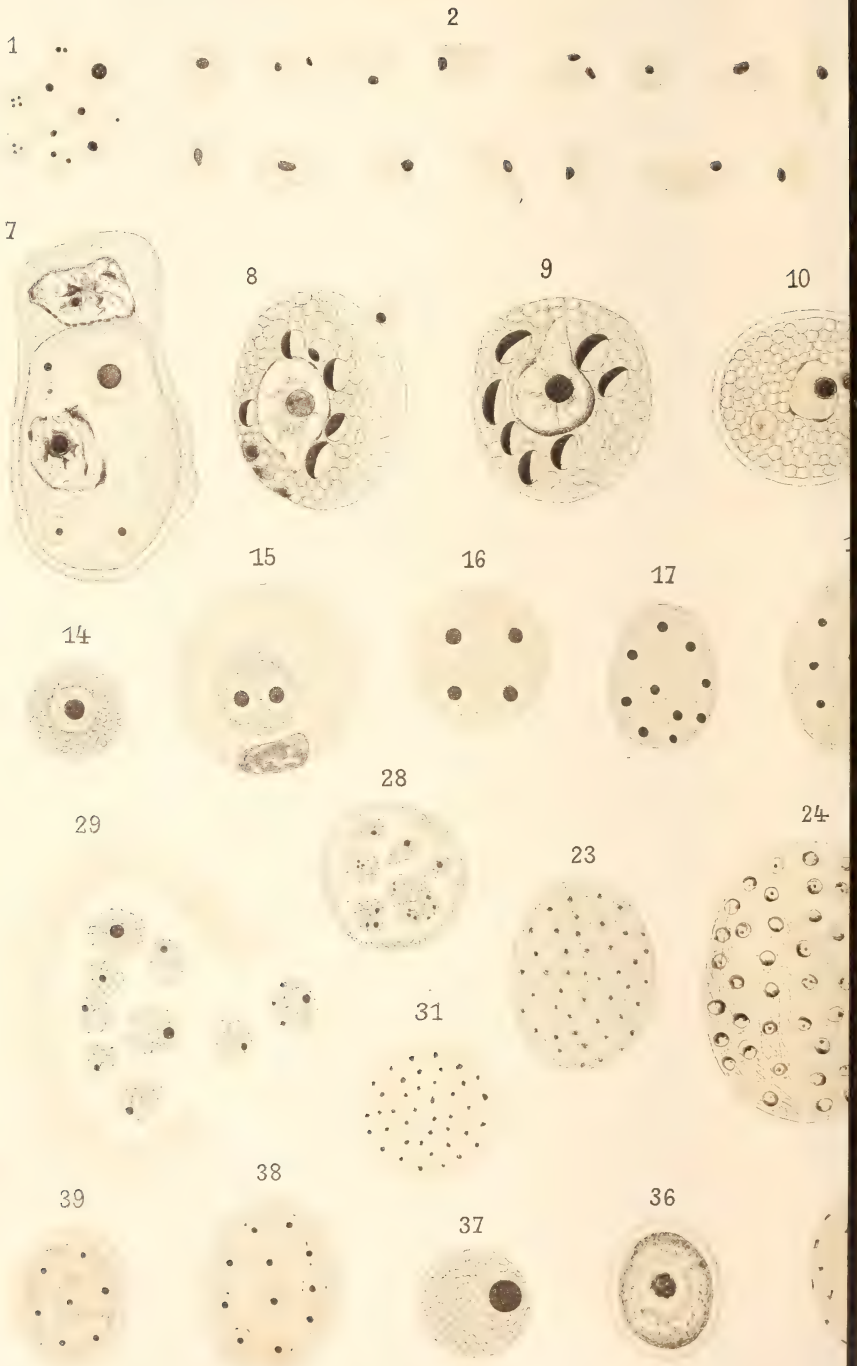
Elmassian del.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

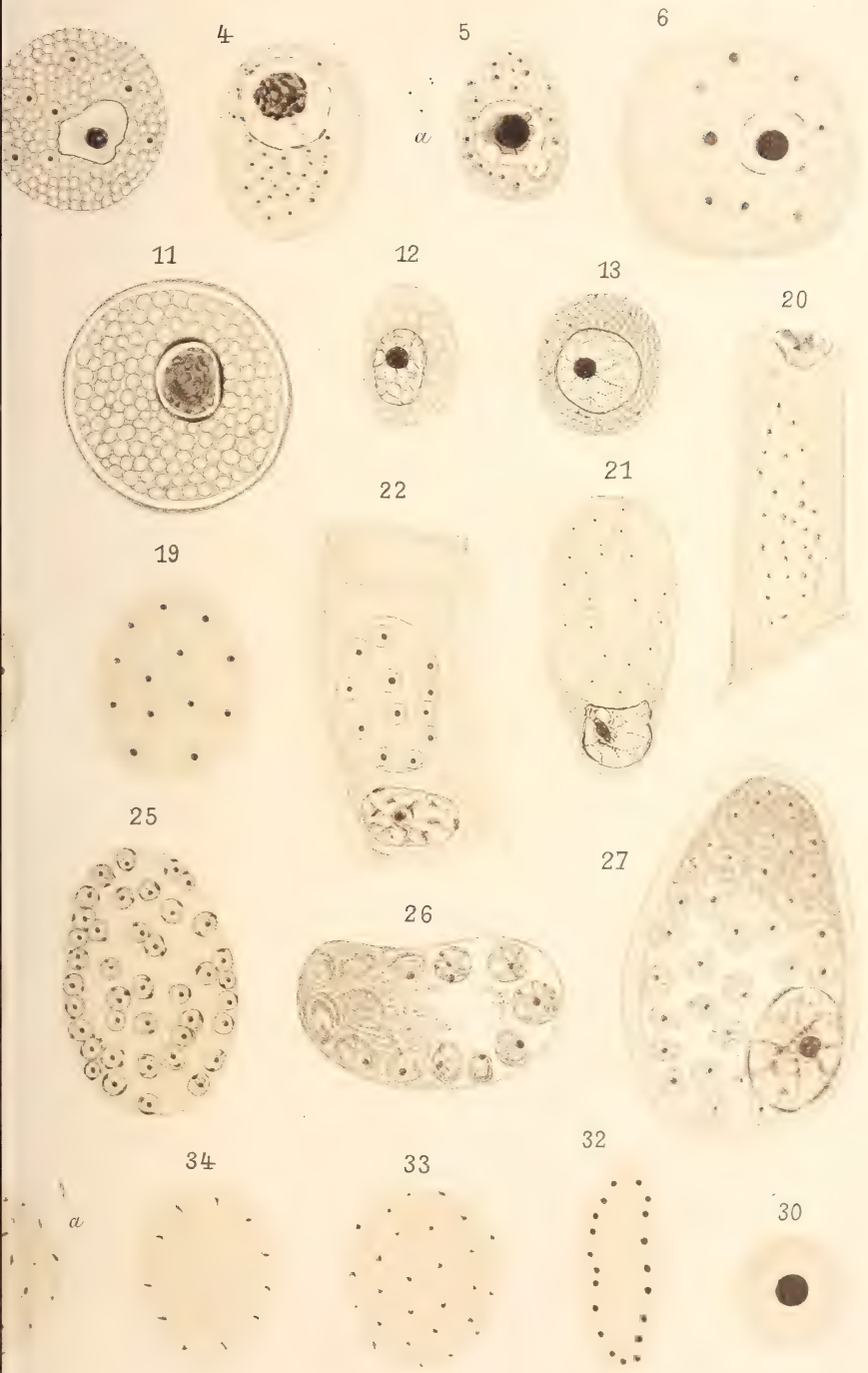
OUXI nov spec





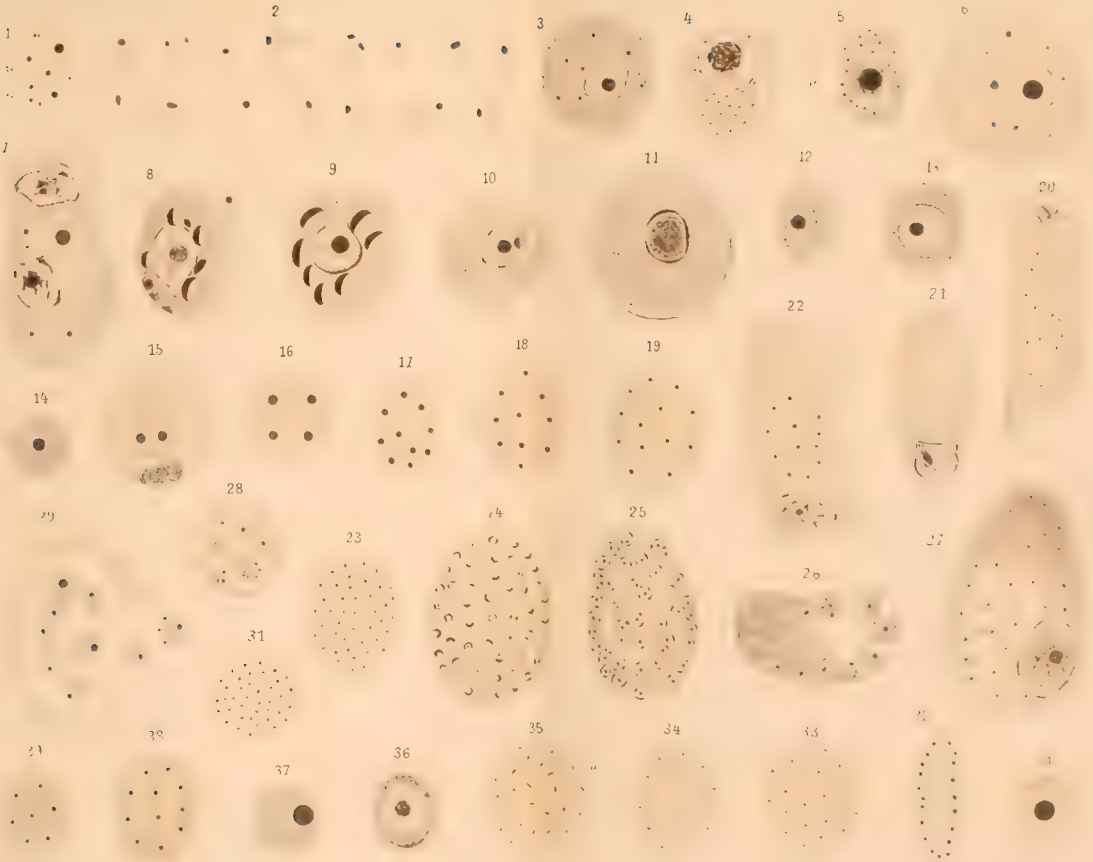
Thomson del.

ZOOMYXA LE



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

I n gen. n spec.



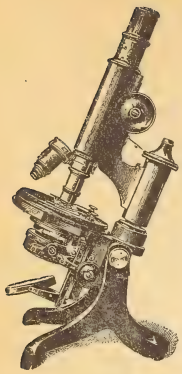
Del.

Lith. Arch. F. A. Funke Leipzig

On peut se procurer à la librairie Reinwald, 61, rue des Saints-Pères, Paris-vie, les mémoires isolés à partir du tome I de la 4e série jusqu'au tome VII. Ceux parus dans les tomes VIII et suivants sont mis en vente à la librairie A. Schulz, 3, place de la Sorbonne, Paris-ve. Voici le prix pour ceux parus dans les tomes I, II et III :

	Prix fr.	c.
P. BOUIN et P. ANCEL. — Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. 87 p., 4 fig., 3 pl. doubles dont deux en couleurs (1903)...	9	»
P. BOUIN. — Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*. 34 p., 2 pl. dont une double (1905).....	4	50
P. BOUIN et P. ANCEL. — La glande interstitielle du testicule chez le Cheval. 44 p., 1 pl. simple en couleurs et 2 doubles en couleurs (1905).....	7	»
L. BOUTAN. — Les perles fines. Leur origine réelle. 44 p., 7 fig., 1 pl. double (1904).	4	50
L. BRASIL. — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. 165 p., 24 fig., 5 pl. dont deux en couleurs (1904).....	12	»
L. BRASIL. — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. 22 p., 2 fig., 1 pl. simple (1905).....	2	»
E. BUGNION et N. POPOFF. — La spermatogénèse du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm.). 51 p., 4 pl. doubles (1905).....	10	»
G. CHICHKOFF. — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy 9 pl., 1 pl. (1903).....	1	25
L. CUÉNOT. — L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes. 15 p., 1 pl. double en couleurs (1905).....	2	50
Y. DELAGE. — Sur les mouvements de torsion de l'œil. 36 p., 1 fig., 5 pl. doubles (1903).....	6	50
Y. DELAGE. — Élevage des larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*. 16 p., 12 fig., 1 pl. et : La parthénogenèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. 4 p. (1904).....	3	»
A. DRZEWINA. — Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. 194 p., 9 fig., 1 pl. double en couleurs (1905).....	9	50
L. FAUROT. — Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies. 42 p., 14 fig., 4 pl. (1903).....	6	50
J. GAUTRELET. — Les pigments respiratoires et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur. 143 p. (1903).....	4	50
F. GUITEL. — Descriptions comparatives des *Lepadogaster bimaculatus* Pennant et *microcephalus* Brook. 138 p., 11 fig., 1 pl. en couleurs (1904)...	8	»
P. HALLEZ. — Observations sur le parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez *Bougainvillia*. 12 p., 1 pl. (1905).....	1	50
A. de KOROTNEFF. — Résultat d'une expédition zoologique au lac Baïkal pendant l'été de 1902. 26 p., 12 fig., 1 c. (1904).....	3	»
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites, avec la description des Diplopodes par H. W. Brölemann. 53 p., 24 fig. (1904).....	5	50
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Notes sur les Infusoires endoparasites. — I. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq parasite d'*Audouinia tentaculata*. — II. *Opalina saturnalis* Léger et Duboscq parasite de *Box boops* L. 20 p., 3 fig., 1 pl. (1904).....	2	50
P. MARCHAL. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. 80 p., 5 pl. doubles dont 4 en couleurs (1904).....	12	50
P. MITROPHANOW. — Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies. 27 p., 39 fig. (1903).....	5	»
S. MOTZ-KOSSOWSKA. — Contributions à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. — I. Hydraires gymnoblastiques. 60 p., 13 fig., 1 pl. double (1905).....	5	50
D.-N. VOINOV. — La spermatogénèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. 99 p., 6 fig., 5 pl. (1903).....	9	»

Pour les volumes suivants les prix des mémoires sont indiqués sur la couverture.



MICROGRAPHIE - BACTÉRIOLOGIE

E. COGIT & Cie

36, Boulevard Saint-Michel, Paris

CONSTRUCTEURS D'INSTRUMENTS ET D'APPAREILS POUR LES SCIENCES

Ateliers et Magasins d'expédition : 25, rue Denfert-Rochereau

Dépôt pour la France des Microscopes E. Leitz

Microtomes MINOT et Microtomes de toutes marques. — *Produits chimiques et colorants spéciaux pour la Micrographie et la Bactériologie.* — Dépôt des Produits de GRUBLER et Cie, de Leipzig. — Etuves à culture, Autoclaves, Installations complètes de Laboratoires, Milieux de cultures stérilisés. — Nouveaux appareils LATAPIE pour la séparation du Sérum du sang.

Nouvel appareil microphotographique COGIT

Téléphone 812-20

Impressions Artistiques

PHOTOTYPIE

J. BIENAIMÉ

REIMS

Illustration d'Ouvrages d'Art et de Science

Diplômes — Catalogues — Programmes

CARTES POSTALES

FONTENAY-AUX-ROSES (SEINE) — IMP. L. BELLENAND

XLIIe Volume N° 5 Septembre 1909

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT ET **E.-G. RACOVITZA**

PROFESSEUR ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

Tome II ✻ Numéro 5

A. CH. HOLLANDE. — Contribution à l'étude du sang des Coléoptères.

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Prix : 3 francs
Paru le 15 Septembre 1909

Les mémoires publiés dans les *Archives* paraissent isolément ; le volume sera donc composé d'un nombre variable de fascicules.

Smithsonian Institution
OCT 11 1909
National Museum

ARCHIVES

de

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale,** fondées en 1872 par Henri de Lacaze-Duthiers, comptent actuellement 42 volumes publiés qui sont en vente au prix de **50** francs le volume cartonné.

Le prix de l'abonnement pour un volume à partir de la 5e série est de :

50 francs pour Paris — **52** francs pour les départements et l'étranger.

Chaque volume comprend au moins 40 feuilles de texte illustrées de nombreuses figures et accompagnées de planches hors texte en noir et en couleurs. Il se compose d'un nombre variable de fascicules, plus quelques feuilles de **Notes et Revue.**

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale** forment, en réalité, deux recueils distincts dont les buts sont différents :

I. — Les **Archives** proprement dites sont destinées à la publication des mémoires définitifs étendus et pourvus le plus souvent de planches hors texte. Les volumes paraissent par fascicules, chaque fascicule ne comprenant le plus souvent qu'un seul mémoire.

II. — Les **Notes et Revue** publient de courts travaux zoologiques, des communications préliminaires et des mises au point de questions d'histoire naturelle ou de sciences connexes pouvant intéresser les zoologistes. Cette partie de la publication ne comporte pas de planches mais toutes les sortes de figures pouvant être imprimées dans le texte. Elle paraît par feuilles isolées, sans périodicité fixe, ce qui permet l'impression immédiate des travaux qui lui sont destinés.

L'apparition rapide, l'admission des figures et le fait que les notes peuvent avoir une longueur quelconque, font que cette partie des **Archives** *comble une lacune certaine parmi les publications consacrées à la Zoologie.*

Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirages à part de leurs travaux (brochés sous couverture spéciale avec titre, s'il s'agit de mémoires parus dans les **Archives** proprement dites). Ils peuvent en outre s'en procurer un nombre plus considérable à leur frais, d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	1 feuille
Les 50 exemplaires.....	**5** fr.	**7** fr. **50**	**10** fr.
Couverture avec titre, en sus.....	**5** fr.	**5** fr.	**5** fr.

A ce prix il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu. Ce prix varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. A titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivant comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en photocollographie ou lithographie, tirage en une seule teinte. **10** fr.

Planche gravée sur cuivre ou lithographie en plusieurs teintes..... **20** fr.

Les travaux destinés à servir de thèses de doctorat sont reçus aux mêmes conditions que les travaux ordinaires.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

Les articles publiés dans les **Notes et Revue** peuvent être rédigés en **français,** en **allemand,** en **anglais,** ou en **italien ;** ils sont rémunérés à raison de **10** centimes la ligne. *Pour faciliter l'impression correcte des notes en langues étrangères, il est recommandé d'envoyer à la place du manuscrit une copie à la machine à écrire.*

Les travaux destinés aux **Archives de Zoologie expérimentale** et aux **Notes et Revue** doivent être envoyés à l'un des Directeurs :

M. G. Pruvot, Laboratoire d'anatomie comparée, Sorbonne, Paris-ve ;

M. E. G. Racovitza, 112, boulevard Raspail, Paris-vie.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome II, p. 271 à 294, pl. VIII.
15 *Septembre* 1909.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU SANG DES COLÉOPTÈRES

PAR

A.-CH. HOLLANDE

Travail du Laboratoire de Zoologie du Professeur L. Léger
Faculté des Sciences de Grenoble

TABLE DES MATIÈRES

I. Leucocytes et lymphocytes 271
II. Cellules à sphérules et sphérules 276
A. Coccinellidae : *Coccinella bi-punctata* et *septem punctata* L. (p. 276). *Mysia oblongoguttata* L. (p. 278). — *Epilachna-chrysomelina* F. (p. 279).
B. Chrysomelidae : *Lochmaea crataegi* Forst. (p. 280). — *Galeruca monticola* Ksw. (p. 281).
C. Cantharidae : *Lampyris noctiluca* L. 283
III. Mode de formation des sphérules dans les cellules à sphérules 284
Mise en liberté des sphérules 285
IV. Constitution chimique de la sphérule 286
V. Evolution de la sphérule libre 288
La sphérule peut-elle être considérée comme un élément de réserve ? 290
Résumé 291
Index bibliographique 292
Explication de la planche 293

I. — Leucocytes et Lymphocytes.

Le sang des Coléoptères est constitué, comme on le sait, par un liquide limpide, incolore ou légèrement teinté en rose, jaune ou vert et qui renferme un certain nombre de leucocytes.

Les leucocytes du sang de ces insectes ont été peu étudiés jusqu'ici. Ils sont de deux sortes, nettement distinctes l'une de

l'autre, se différenciant tant par leurs caractères histologiques que physiologiques, ainsi que E. Poyarkoff vient d'ailleurs de le signaler pour le sang de la Galéruque de l'Orme (*G. crataegi* For.).

Un premier groupe est constitué par des leucocytes volumineux (fig. 1 et 2, pl. VIII), dont la taille peut atteindre et même dépasser 24 μ. Le noyau de ces leucocytes est le plus souvent peu chromatique. Le cytoplasme, au contraire, retient fortement l'hématoxyline ferrique ; il possède, en outre, une affinité marquée pour la fuschine acide. La coloration intense qu'il prend avec ce colorant est à peine atténuée par l'action prolongée de l'acide lactique au 1/3.

Les leucocytes de ce groupe ont une forme sphérique ou ovalaire qui les rapproche des œnocytes ; ils s'en différencient pourtant par leur aspect général et en ce que leur noyau, contrairement à celui des œnocytes n'occupent jamais le centre, mais est toujours plus ou moins pariétal.

Ces leucocytes n'émettent jamais de pseudopodes. Ils sont incapables, du reste, de phagocyter les particules étrangères ou les microbes introduits artificiellement par la méthode des injections physiologiques dans la cavité générale de l'insecte Ce sont des *lymphocytes* (fig. 2, pl. VIII).

Les leucocytes du second groupe sont des cellules beaucoup plus petites (de 6 μ à 16 μ) ; ils ont un noyau généralement très chromatique ; leur cytoplasme est hyalin sur le vivant ; il se colore difficilement après fixation par les colorants acides. Fréquemment, il présente en son intérieur de fines granulations acidophiles que colorent nettement en rouge l'éosine et même l'uranine en solution aqueuse. Ces granulations affectent une situation périnucléaire ; elles s'observent parfois en quantité considérable dans une même cellule (leucocytes du sang d'*Epilachna chrysomelina*, fig. 3, pl. VIII), et d'autres fois en nombre très restreint.

Ces leucocytes à granulations que je désigne sous le nom de leucocytes granuleux, constituent les leucocytes gra-

nulés que Kollmann a signalés dans le sang de beaucoup d'Invertébrés, mais qu'il n'a pu observer dans le sang des Coléoptères.

Ces leucocytes, granuleux ou non, ont une forme étirée en fuseau ; ils sont pourvus d'un pouvoir phagocytaire intense ; ce sont des *phagocytes*.

Les phagocytes, à l'inverse des lymphocytes se reproduisent activement par mitose. Durant leur division, ils sont inaptes à la phagocytose.

Une remarque encore est à signaler au sujet des phagocytes ; chargés de corpuscules étrangers (encre de Chine, grains de carmin, bactéries, etc.), ils se réunissent et s'assemblent par petits groupes pour constituer des amas de leucocytes phagocytaires. Ces amas de leucocytes ont déjà été observés par plusieurs auteurs chez les insectes, et, entre autres, par Cuénot; mais on ne sait comment les leucocytes s'accolent entre eux.

Chez les Coléoptères, dès que ces éléments sont chargés de grains phagocytés, ils émettent de fins pseudopodes (fig. 4, pl. VIII), principalement, et presque toujours uniquement, à un de leur pôle ; ces pseudopodes tantôt se fixent à une cellule conjonctive voisine, maintenant arrêtée la cellule phagocytaire et la soustrayant pour un moment au courant sanguin, tantôt s'enchevêtrent avec les pseudopodes d'un ou de plusieurs phagocytes voisins, formant alors les amas de phagocytes rappelés plus haut. Je n'ai pu me rendre compte de ce qu'il advenait de ces leucocytes après la digestion possible des corps introduits, il est probable qu'ils reprennent leur forme primitive prêts à défendre l'organisme contre l'introduction de corps étrangers. Ce que je puis affirmer c'est que ces pseudopodes que j'avais cru au début être le résultat d'un phénomène de dégénérescence, sont bien réellement des éléments fixateurs de la cellule phagocyte.

J'ai toujours observé ces deux groupes de leucocytes dans le sang des Coléoptères que j'ai examinés. Mais en même temps que des lymphocytes et des phagocytes, j'ai remarqué encore

dans le sang de plusieurs Coléoptères, une troisième espèce de leucocytes ne ressemblant en rien à ces derniers.

Ce sont ces leucocytes que je vais maintenant étudier tout sépcialement.

La forme de ces cellules est sphérique ou oblongue ; leur taille varie énormément d'un insecte à l'autre (de 5 à 32 μ). Ces leucocytes sont jours reconnaissables à première vue à ce que leur cytoplasme est entièrement bourré de petites boules ou sphérules fortement colorées en jaune.

Ces cellules, à ma connaissance, n'ont pas encore été signalées dans le sang des Coléoptères.

Elles se rapprochent des éléments cellulaires observés dans le sang des Mollusques et des Crustacés. Les auteurs qui les y ont étudiés, leur ont attribué différents noms ; ainsi, chez les Mollusques, Semper les désigne sous le nom de « cellules adipeuses » ; Cuénot les indique d'abord comme *Matzellen du tissu conjonctif*, puis (**1899**) comme cellules excrétrices ; M. Kollmann (**1908**), les mentionne sous le titre de *cellules sphéruleuses ;* on les a aussi appelées *Körnerzellen*, *cellules mucoïdes*, *cellules plasmiques*, etc. ; chez les Crustacés, ces mêmes éléments sont nommés par Haechel *Fettgewebe*, par Cuénot (1893-1905), *cellules protéides*, par Bruntz (**1907**) *néphrophagocytes*, ces cellules se colorant en rouge par le carminate d'ammoniaque à la suite d'injection physiologique de ce produit dans la cavité générale des Crustacés. Kollmann (**1908**) les désigne sous le nom de cellules sphéruleuses, leur conservant la même appellation qu'il leur a donnée chez les Mollusques.

Chez les Coléoptères, je les nommerai simplement *cellules à sphérules* : ces mots n'entraînant ni la forme de la cellule ni la nature des éléments qu'elle contient.

Le sang des Coléoptères, qui renferme des cellules à sphérules est opaque et doit son opacité à la présence même de ces cellules.

La cellule à sphérule dérive d'un phagocyte ayant subi, comme je le montrerai, des modifications spéciales. Au début de ces transformations, cette cellule possède un pouvoir pha-

gocytaire qui va en diminuant de plus en plus pour disparaître complètement lorsque son cytoplasme est entièrement rempli de sphérules. Cette cellule n'excrète pas le carminate d'ammoniaque.

La sphérule naît d'une granule voisine de celle d'un leucocyte granulé ; elle possède alors une réaction franchement acidophile ; elle grandit ensuite et devient basophile ; à ce moment, son volume est devenu cinq à six fois supérieur à celui de la granule du leucocyte granuleux.

La sphérule arrivée à maturité peut demeurer dans le cytoplasme de la cellule qui lui a donné naissance, mais le plus souvent elle abandonne sa cellule mère pour se répandre dans le plasma sanguin où elle devient une sphérule libre.

De tels faits s'observent surtout chez les *Coccinellidae*, les *Chrysomelidae* et les *Cantharidae* dans le sang desquelles quelques auteurs signalèrent la présence de gouttelettes réfringentes (sphérules libres), sans en reconnaître toutefois l'origine.

C'est ainsi que Cuénot (**1894**) et Lutz (**1895**) montrèrent les premiers que l'opacité du sang de la Coccinelle était due à la présence de ces éléments.

Plus tard, en **1902**, Porta étudia même la nature chimique des « gouttelettes tenues en suspension » dans le plasma sanguin de ce dernier insecte. Cet auteur crut reconnaître la présence de la cholestérine dans ces « gouttelettes ». Répétant les réactions de Porta sur les sphérules (gouttelettes de Porta) du sang des *Coccinella* 7 *et* 2-*punctata* L., je ne suis pas arrivé (**1907**) aux mêmes résultats que lui. Je n'ai pu y déceler des traces de cholestérine ; les réactions de Porta m'ayant paru comme devant être imputées à la présence du lipochrôme, la zoonérythrine, qui colore en jaune les sphérules.

Depuis, étendant mes recherches au sang des autres insectes, j'ai pu constater qu'il en existait beaucoup présentant ces particularités et si, aujourd'hui je les signale chez les Coléoptères, c'est que Max Kollmann, dans un récent travail (**1908**), où il étudie les « leucocytes granulés » et les « cellules sphéruleuses »

des Invertébrés — n'envisageant d'ailleurs que très sommairement le sang des insectes — omet de mentionner ces faits, pourtant intéressants, et cela bien que l'auteur étudie tout particulièrement les granules et les sphérules des cellules sanguines.

L'étude du sang opaque des Coléoptères aurait montré à Max Kollmann « le mécanisme intéressant de la disparition des » sphérules, grosses « granules de leucocytes », mécanisme que cet auteur regrette de n'avoir pu reconnaître.

C'est pourquoi, passant en revue dans ce travail les diverses formes des sphérules du sang des Coléoptères, ainsi que les cellules qui leur donnent naissance, j'indiquerai comment les sphérules abandonnent leurs cellules productrices.

Ensuite, j'essaierai de reconnaître la nature chimique de la sphérule, la fonction qui doit lui être attribuée et son mode de disparition.

Je commencerai par la description des cellules à sphérules et des sphérules.

II. — Cellules à sphérules et sphérules.

A. Coccinellidae

Le sang des *Coccinellidae* est assurément de tous les sangs des Coléoptères celui qui renferme le plus de cellules à sphérules et de sphérules à l'état libre. Ces éléments sont si nombreux qu'ils communiquent au sang une opacité considérable. Ils sont surtout faciles à observer chez les espèces appartenant aux genres *Chilorus*, *Exochomus*, *Adonia*, *Coccinella*, *Micraspis*, *Epilachna* et *Mysia*.

Parmi ces espèces, je n'en étudierai que quatre au point de vue qui nous intéresse ; les autres espèces présentant des éléments sanguins analogues. Ce sont : *Coccinella septem-punctata* L., *Coccinella bi-punctata* L., *Mysia oblongoguttata* L., *Epilachna chrysomelina* F.

Coccinella septem et bi-punctata L. — Les larves et les adultes

des *C. 7 et 2-punctata* L. ont un sang à peu près semblable ; aussi étudierai-je leurs éléments parallèlement.

Les larves de ces deux Coccinelles ont un sang coloré en jaune-orange comme celui des adultes. Ce sang doit sa coloration uniquement à la présence des sphérules libres ou contenues dans les cellules à sphérules que teinte en jaune un lipochrôme (zoonérythrine).

Comparé à celui des adultes, le sang des larves renferme moins de sphérules à l'état libre, mais il contient, en revanche, un très grand nombre de cellules à sphérules.

Les cellules à sphérules ont une forme à peu près sphérique ; leur noyau est fortement chromatique. A l'état jeune, leur cytoplasme renferme peu ou pas de sphérules ; âgées, ces cellules ont au contraire leur cytoplsame bourré de ces derniers éléments. Les cellules à sphérules mesurent de 8 à 14 μ; les sphérules arrivées à leur complet état de développement, atteignent à peine 1 μ 4 à 2 μ 8.

A noter que chez la larve de la Coccinelle à deux points, les cellules à sphérules sont toutefois légèrement plus grandes que celles de la larve de la Coccinelle à sept points et peuvent atteindre jusqu'à 19 μ.

Ces cellules à sphérules dérivent de la transformation des leucocytes normaux qui, perdant leur forme primitive allongée, s'arrondissent, augmentent de volume et finissent par se remplir de fines granulations, qui seront l'origine des sphérules.

Les sphérules libres se colorent en bleu par les colorants basiques (bleu de Méthyle, thionine, bleu de toluidine), sur des préparations fixées par la chaleur pour éviter l'action des fixateurs chimiques ; ce sont donc des éléments basophiles au sens d'Erlich.

On rencontre aussi dans le sang de ces Coccinelles, de fines granulations éosinophiles ayant une autre origine que les sphérules. Elles proviennent de la destruction des leucocytes éosinophiles et ne peuvent être confondues avec les sphérules dont les dimensions et les réactions chimiques sont différentes.

Quand on colore par la méthode lente de Mann (bleu de Méthyle-Eosine) les préparations de sang fixées par la chaleur, on observe que les sphérules libres dans le sang ne se teignent pas toutes avec la même intensité par le bleu de Méthyle ; il en est même qui sont tout à fait incapables de fixer la couleur. On peut ainsi suivre sur les sphérules la décroissance de toute une gamme chromatique bleue en partant des éléments adultes aux éléments âgés.

Parmi les sphérules qui présentent une faible affinité pour la matière colorante bleue, on en voit qui ont un petit grain rouge au centre. Ce grain offre quelques variations de coloration; d'abord violacé lorsque la cellule est encore légèrement basophile, il devient franchement rouge quand la sphérule a perdu toute affinité pour le bleu de Méthyle. Ce grain semble exister en tout temps dans la sphérule, mais est probablement masqué par la forte coloration basique de la sphérule jeune. Comme nous le verrons plus loin, ce grain nous paraît jouer un certain rôle dans le développement de la sphérule.

Mysia oblongoguttata L. — Le sang des larves et des adultes de *Mysia oblongoguttata* L. présente tous les caractères de celui des larves et des adultes des *Coccinella* 7 *et* 2-*punctata* L. Les sphérules sont toutefois plus différenciées que celles du sang de ces deux derniers insectes ; on y remarque la même particularité de coloration avec le Mann, mais au lieu de ne rencontrer toujours qu'un seul grain éosinophile dans le corps de la sphérule, on peut en observer plusieurs groupés de façons diverses ainsi que l'indiquent les figures ci-contre (*fig.* 5, *a*, *b*, *b'*, *c*, *d*, pl. VIII).

J'ajouterai que ces sphérules sont parfois légèrement aplaties dans leur sens équatorial et constituent ainsi une sorte de disque que représente la figure *b'* (fig. 5).

Dans le sang des Coccinella 7 et 2-punctata L. j'avais déjà observé ces sortes de disques, mais n'en ayant vu qu'un très petit nombre, j'avais cru à une altération de la sphérule.

Le sang de *Mysia oblongoguttata* L. diffère de celui des autres

Coccinelles par le fait d'une différenciation cytoplasmique de ses leucocytes, limitée à leurs deux pôles et consistant en une sorte de plasmosome formé par un réticulum à larges mailles ; ce réticulum possédant une légère affinité pour les colorants basiques (fig. 6, pl. VIII).

Epilachna chrysomelina F. — Le sang de la larve de l'Epilachna chrysomelina F. renferme une multitude de cellules à sphérules et de sphérules à l'état libre. Ces sphérules sont un peu réfringentes, elles ont une couleur jaune-orange et mesurent de 2 à 3 μ.

Comme les sphérules des Coccinelles, elles offrent les mêmes réactions chromatiques avec la coloration de Mann.

Les cellules à sphérules sont volumineuses, elles atteignent 18 μ et même davantage ; leur forme est sphérique. Lorsqu'elles sont remplies de sphérules arrivées à leur état complet de développement, elles deviennent muriformes (fig. 7, pl. VIII). On rencontre ces cellules dans le sang de la larve à tous les stades de développement et il est facile, à leur examen, de se rendre compte qu'elles dérivent des leucocytes normaux comme cela a lieu chez les *Coccinella* 2 *et* 7-*punctata* L.

A l'état adulte, la cellule à sphérules a un noyau peu chromatique avec un nucléole qui se colore vivement avec la safranine ou encore avec l'éosine si on le soumet à la méthode de coloration de Mann.

Chez l'*Epilachna chrysomelina* F. adulte, le sang présente les mêmes éléments figurés que chez la larve ; les cellules à sphérules paraissent toutefois exister en moins grand nombre.

Je ferai remarquer que chez les Coccinellidae que je viens d'étudier, les sphérules présentent un volume sensiblement égal pour le sang d'une même espèce, tandis que cela n'a pas lieu chez les Chrysomelidae, comme nous allons le voir.

De plus, alors que les sphérules des Coccinellidae sont toujours disposées périphériquement dans la cellule, les sphérules des Chrysomelidae sont au contraire le plus souvent réparties sans ordre dans la masse protoplasmique de la cellule où elles se forment.

B. Chrysomelidae

L'opacité du sang chez les Chrysomelidae est un phénomène qui s'observe plus rarement que chez les Coccinellidae. A ma connaissance, il n'y a que peu d'espèces dont le sang puisse être comparé à ce point de vue avec celui des représentants de cette dernière famille, telles sont les *Galerucella luteola* Müll. ; *viburni* Payk ; *nymphaeae* L. ; les *Lochmœa crataegi* Forst ; et les *Galeruca* (ancien genre *Adimonia*) *tanaceti* L. ; *monticola* Ksw.

J'examinerai tout spécialement les cellules à sphérules du sang de la *Lochmœa crataegi* Forst et de la *Galeruca monticola* Ksw.

Lochmaea crataegi Forst. — La *L. crataegi* Forst. possède à l'état larvaire et à l'état adulte un sang légèrement différent. Dans les deux cas, sa couleur est jaune-orange; très opaque, il doit son opacité à la présence des sphérules contenues dans les cellules à sphérules.

Les cellules à sphérules de la larve ressemblent à celles du sang des Coccinellidae, leur dimension varie de 14 à 18 μ; les sphérules qu'elles renferment ne dépassent guère 1 μ.

Chez l'adulte, les cellules à sphérules sont de taille très minime, à peine 5 μ; leur cytoplasme renferme de très petites sphérules (fig. 8, pl. VIII). Ces cellules se rencontrent en nombre considérable dans le sang, et la multitude de ces éléments cellulaires apparaît comme devant suppléer en quelque sorte à leur volume aussi restreint. Jamais ces cellules n'abandonnent leurs sphérules. Au lieu de se détruire comme celles du sang des Coccinellidae lorsqu'elles sont remplies de sphérules, elles entrent en division. Cette division est assez simple. Le noyau s'étrangle en son milieu ; cet étranglement s'accentuant, il en résulte deux masses nucléaires qui bientôt se séparent et entraînent avec elles une portion du protoplasme garni de sphérules. Ainsi se trouvent constituées deux nouvelles cellules

dont le protoplasme renferme déjà quelques sphérules. La masse protoplasmique à son tour subit quelques modifications; elle s'accroît en volume; de nouvelles sphérules y apparaissent. Lorsque leur nombre sera devenu trop élevé pour la cellule, celle-ci se divisera à son tour pour donner naissance à deux jeunes cellules qui produiront à nouveau de nouvelles sphérules.

Les sphérules ainsi formées atteignent à peine le volume de quelques dixièmes de μ, et leur taille est si petite qu'on les prendrait volontiers pour des granules, si on ne tenait pas compte de leur mode de répartition. Elles occupent toujours la périphérie du cytoplasme de la cellule, tandis que les granules des leucocytes éosinophiles du même insecte remplissent la masse protoplasmique.

Quand on examine une gouttelette de sang de L. *crataegi* For. entre deux lamelles de verre, les cellules à sphérules apparaissent comme de petites masses jaunâtres dans lesquelles il est difficile de reconnaître des éléments cellulaires. Fixe-t-on ce même sang par la chaleur, on voit alors nettement apparaître le noyau, que met encore plus en relief l'emploi des matières colorantes basiques. La méthode de coloration de Mann montre très nettement ces noyaux et fait de plus ressortir les sphérules jeunes comme autant de petites perles qu'elle teint en rouge très vif ; cette dernière réaction acidophile peut d'ailleurs être mise en évidence par l'emploi de n'importe quel colorant acide.

Galeruca monticola Ksw. — Le sang des larves comme celui des adultes de cette espèce est coloré en jaune intense. Il doit cette couleur à la présence de ces sphérules à l'état libre, ainsi qu'aux sphérules contenues dans les cellules.

Les sphérules libres sont chez l'adulte en nombre supérieur à celui des cellules à sphérules ; chez la larve, c'est l'inverse qui a lieu.

Les cellules à sphérules (fig. 9, pl. VIII), sont identiques chez les larves et les adultes ; elles revêtent un aspect particulier dû

à la présence en leur cytoplasme de sphérules à tous les stades de développement. Leur forme est plus souvent oblongue que sphérique; la forme sphérique étant toutefois relativement plus fréquente dans le sang des larves que dans celui des adultes. Leur taille varie de 10 à 12 μ. Le noyau de ces cellules est fortement chromatique ; le cytoplasme ne renferme que quelques sphérules qui sont, comme il vient d'être dit, à différents degrés de développement. Les sphérules, n'occupant pas forcément la périphérie de la cellule ; elles sont indifféremment dispersées dans tout le corps cytoplasmique.

La sphérule libre provient de la destruction de la cellule à sphérules comme on le verra bientôt. Au moment de sa destruction, la cellule renfermant des sphérules à des stades divers de leur développement, il s'ensuit que les sphérules libres ne possèdent pas toutes les mêmes dimensions ; les plus petites mesurent à peine 3 μ alors que les plus grandes dépassent 5 et 6 μ.

Les petites sphérules (fig. 10, pl. VIII), de même que les grandes, lorsqu'elles sont à l'état libre dans le sang, se présentent le plus souvent entourées d'une mince couche de cytoplasme qui s'étire en fuseau à la manière de jeunes leucocytes. Cette couche cytoplasmique provient du cytoplasme de la cellule mère, qu'entraîne en partie chaque sphérule lors de la destruction de cette dernière.

Le grand développement qu'atteignent certaines de ces sphérules, permet de reconnaître la constitution intime de ces éléments. Ils se présentent comme formés d'un réticulum à larges mailles renfermant à l'état soluble un pigment jaune que j'ai reconnu comme étant un lipochrôme : la zoonérythrine. Ce réticulum, assez difficile à observer sur des sphérules vivantes, apparaît nettement après fixation par la chaleur et lavage au chloroforme, et peut alors aisément être coloré par le Lichtgrün.

Le sang d'une larve de chrysomelidae (restée malheureusement indéterminée, mais que je crois pouvoir attribuer à une chrysomèle alpine) m'a présenté des cellules à sphérules

(fig. 12) en voie de division karyokinétique (fig. 11); c'est pourquoi il m'a paru intéressant de signaler ce fait.

Ces divisions du noyau peuvent s'effectuer alors même que la cellule a son protoplasme rempli de sphérules, mais jamais les sphérules ne se trouvent comprises dans le système cytoplasmique qu'intéresse la division nucléaire.

Les sphérules ne se rencontrent qu'en très petit nombre à l'état libre dans le sang de cette larve ; leur réaction est basophile et, fait intéressant, elles se colorent fort bien avec la teinture alcoolique de Soudan III, tandis que l'acide osmique ne les teinte en gris foncé que très à la longue (plus de 24 heures). Ces sphérules perdent du reste leur pouvoir de coloration avec le Soudan III, si on les traite auparavant par l'alcool éthylique absolu ou par le chloroforme. Elles renferment, par suite, une petite quantité de matière grasse soluble dans l'alcool fort et dans le chloroforme.

C. Cantharidae

Je n'ai rencontré dans ce groupe de Coléoptères qu'un seul insecte ayant un sang opaque. C'est le *Lampyris noctiluca L.*

Le sang de cette espèce est très opaque ; sa couleur est de la blancheur du lait. Ici encore, la couleur et l'opacité sont dues à la présence de fines sphérules provenant de cellules à sphérules. Ces dernières pourtant ne s'observent jamais dans le sang que l'on recueille par simple scission de la patte de l'insecte larvaire ou adulte. C'est que ces cellules ne circulent pas librement à travers le corps de l'animal ; elles sont au contraire emprisonnées dans les loges hypodermiques que forment les replis chitineux de la peau (fig. 13, pl. VIII). Ce sont elles que l'on a considérées à tort chez le vers luisant comme étant des « cellules ectodermiques libres ne sécrétant pas de chitine (1) ».

Ces cellules peuvent facilement s'observer sur des coupes faites dans le corps de la larve du Lampyris noctiluca L. On voit, en

(1) Henneguy, p. 57-58. Les Insectes. 1904.

effet, dans les loges hypodermiques de cet insecte, de grosses cellules libres bourrées de sphérules réfringentes. incolores, et disposées à la périphérie du cytoplasme.

J'ai pu suivre le développement de ces cellules (fig. 15), sur des coupes de jeunes larves fixées au moyen du liquide de Boin-Duboscq et colorées à l'hématoxyline au fer. Ces cellules proviennent de jeunes leucocytes qui, après s'être introduits dans les cavités hypodermiques, perdent leur forme en fuseau et deviennent sphériques ; leur protoplasme s'accroît en volume et il apparaît à son intérieur de fines granules qui sont l'origine des sphérules.

Ainsi constituée, la sphérule est franchement acidophile (fig. 14), dans la suite, elle devient amphophile et, arrivée à son complet développement, elle acquiert même une basophilie très prononcée.

Lorsque la cellule à sphérules est bourrée de ses éléments elle éclate et les met ainsi en liberté ; ces éléments se répandent dans la cavité hypodermique et ce processus de destruction cellulaire se répétant, ils deviennent si nombreux que bientôt l'intérieur de la logette chitineuse se trouve à son tour remplie de fines sphérules réfringentes. Les sphérules abandonnent dans la suite le lieu où elles se sont formées et se répandent dans tout le plasma sanguin.

Les noyaux des cellules ainsi éclatées deviennent la proie des jeunes phagocytes. Les cellules à sphérules du Lampyris noctiluca ne subissent pas toujours de suite le processus de destruction qui vient d'être signalé ; elles sont, en effet, capables de se reproduire auparavant par simple division un certain nombre de fois.

III. — Mode de formation des sphérules dans les cellules à sphérules.

Le mode de formation est le même pour tous les sangs que j'ai étudiés. Comme on l'a vu, la sphérule prend naissance dans

le cytoplasme d'un leucocyte du sang qui perd sa forme allongée pour devenir sphérique.

L'origine de la sphérule se manifeste sous l'état d'une fine granule acidophile (fig. 16, pl. VIII). Cette acidophilie disparaît lorsque la sphérule grandit ; bientôt elle présente en effet une réaction amphophile qui fait place à une basophilie prononcée au moment de la maturité de la sphérule, c'est-à-dire peu de temps avant qu'elle ne soit expulsée dans le sang.

Le grain primitif acidophile qui marque le début de la formation de la sphérule persiste parfois durant la vie entière de la sphérule ; c'est ainsi qu'on le voit réapparaître au centre des sphérules âgées de *Coccinellidae* et du *Lampyris noctiluca L.* A cet état, les sphérules de ces insectes ont, en effet, perdu leur basophilie ; c'est ce qui permet de constater la présence du grain acidophile, jusque là masquée par l'affinité du reste de la sphérule pour les colorants basiques.

La persistance de ce grain permet d'admettre que la substance basophile de la sphérule s'est accolée à ce grain au fur et à mesure du développement de la sphérule, la substance basophile apparaissant par suite comme le résultat de la réaction du grain acidophile sur le cytoplasme cellulaire qui l'entoure.

Mise en liberté des sphérules (1)

Les sphérules arrivées à leur maturité sont expulsées du sein du protoplasme dans lequel elles se trouvaient incluses. Ce processus s'effectue de façons diverses :

1° Par l'éclatement de la cellule (*galeruca monticola* Ksw.) ; 2° d'une façon accidentelle quand la cellule, bourrée de ses sphérules, se trouve engagée dans un passage étroit où le frottement lui devient fatal, amenant le déchirement de son corps protoplasmique. Ainsi son contenu devient libre ;

(1) J. Jolly dans une note récente vient également de signaler que les leucocytes du Triton émettent au cours de leurs mouvements et de leur migration des particules protoplasmiques vivantes. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXI. N° 10. 1909.)

3° à un moment donné la cellule à sphérules perd peu à peu sa forme oblongue ou sphérique ; son protoplasme diffuse et laisse échapper les sphérules qu'il contenait (*Coccinella* 2 *et* 7-*punctata* L.) (fig. 17, pl. VIII).

Par ces divers processus les noyaux des cellules à sphérules détruites se trouvent eux aussi répartis dans le sang. Ils s'y présentent à l'*état nu* et libres de tout cytoplasme. En cet état, ils ne se détruisent pas et conservent leur affinité pour les colorants chromatiques jusqu'à ce qu'ils deviennent la proie des jeunes phagocytes. Cela nous explique la présence de deux noyaux différents d'aspect et d'origine dans un seul leucocyte (fig. 18, pl. VIII). D'ailleurs, il existe une vacuole qui entoure le noyau absorbé, ce qui prouve que celui-ci est en voie de digestion.

IV. — Constitution chimique de la sphérule.

On sait que la sphérule, arrivée à son complet état de développement est caractérisée par une basophilie prononcée ; c'est à ce moment qu'elle est rejetée dans le sang où on la rencontre à l'état libre. Les réactions chimiques que je vais indiquer ont été effectuées sur ces sphérules complètement développées.

Mais avant de relater mes observations, je rappellerai que d'autres auteurs ont déjà étudié, au point de vue chimique, le sang de quelques-uns de ces insectes.

Zopf, en **1892**, a, en effet, montré que le pigment jaune des « galéruques » était constitué par une monocarotine. J'ai repris l'étude de ce pigment et j'ai étendu mes recherches (**1907**) au pigment du sang d'autres insectes. J'ai ainsi pu constater que, ce pigment, en effet, très voisin d'une carotine, devait plutôt être considéré comme de la zoonérythrine, lipochrôme très répandu chez les insectes.

D'autre part, Porta (**1902**) a examiné le sang de la Coccinella 7-punctata L. en se plaçant à un autre point de vue.

Cet auteur a recherché la nature chimique même des « gouttelettes tenues en suspension dans le sang » de cet insecte. Pour lui, ces gouttelettes — qui sont les sphérules provenant des cellules à sphérules — seraient constituées par de la cholestérine et toujours, d'après le même auteur, elles seraient le produit de sécrétion de « glandes hépatiques closes » situées sur les parois de l'intestin moyen.

Ayant répété les réactions de Porta, j'ai constaté (**1907**) que ces « gouttelettes » n'étaient pas formées de cholestérine et ne provenaient pas de glandes hépatiques; ces glandes n'existant pas en réalité.

Il en est d'ailleurs de même des sphérules rencontrées à l'état libre dans le sang des autres Coléoptères dont il a été déjà question, lesquelles ne fournissent aucune réaction de la cholestérine.

Quand on traite les sphérules du sang de ces Coléoptères soit par les éthers sulfurique ou acétique, soit par les alcools méthylique ou éthylique, on enlève par dissolution un principe graisseux en même temps que le lipochrôme qui colorait la sphérule. Cette dernière laisse alors apercevoir un substratum albuminoïde que le réactif de Millon colore en rose, l'azotate d'argent ammoniacal en noir (phén. de réduction), et le Litchgrün en vert.

A l'état vivant, l'acide osmique (solution aqueuse à 4 %) teinte les sphérules en brun au bout de 24 heures; le Soudan III en solution alcoolique les teinte plus ou moins rapidement en rouge, mais cette coloration devient beaucoup plus nette et plus rapide si l'on a soin d'ajouter quelques gouttes de potasse alcoolique (1 %) à la solution de Soudan III.

Ces diverses réactions montrent la sphérule comme étant formée d'un substratum albuminoïde, renfermant dans un réticulum un composé graisseux (encore mal élaboré) que teinte en jaune un lipochrôme : la zoonérythrine.

Si l'on admet que le lipochrôme possède une fonction respiratoire, on doit reconnaître la sphérule comme étant un élé-

ment apte à fournir, aux divers tissus en contact desquels elle se trouve, l'oxygène nécessaire à leur respiration.

Mais, à notre avis, une fonction encore plus importante que cette dernière est dévolue à la sphérule, elle doit être, en effet, considérée comme un ferment.

C'est ainsi que cet élément se colore en bleu en présence de la teinture alcoolique de Gayac fraîche et additionnée d'eau oxygénée. Il décompose l'eau oxygénée ; il ne forme pas d'hydrogène sulfuré en présence du soufre, et cela même au bout de 48 heures d'étuve à la température de 38° centigrades. Enfin, la sphérule transforme lentement l'aldéhyde salicylique en acide correspondant en présence de l'eau oxygénée.

Toutes ces réactions indiquent que la sphérule renferme une oxydase indirecte ou anaéroxydase, non associée à une réductase.

L'action de l'électrolyse, vis-à-vis de ces sphérules, n'est pas moins intéressante ; elles se comportent, en effet, comme un métal oxydable, susceptible de former un peroxyde insoluble (tel le plomb en milieu azotique) et se fixent sur l'anode ; on peut donc en conclure que ce sont là des éléments électronégatifs.

V. — **Evolution de la sphérule libre.**

Suivant des processus déterminés et précédemment indiqués, les sphérules, arrivées à maturité, se répandent dans le plasma sanguin ; elles sont, à ce moment, fortement teintées en jaune par la zoonérythrine. L'intensité de leur couleur ne dure pas longtemps ; rapidement, en effet, la teinte jaune décroît et bientôt la sphérule se trouve entièrement décolorée. Cette décoloration tient à la disparition du lipôchrome.

Il se peut que les sphérules, entraînées par le courant sanguin, cèdent peu à peu leur lipochrôme aux divers tissus de l'organisme de l'insecte ; à moins que — ce qui, à mon avis, est plus probable — le lipochrôme ne se détruise au fur et à mesure que la

sphérule se trouve au contact des tissus de l'organisme auxquels il céderait son oxygène.

Ce phénomène de destruction du lipochrôme peut se suivre aisément sur des préparations de sang fixées par la chaleur et colorées suivant la méthode de coloration lente de Mann. Cette destruction se traduit par une diminution de l'affinité de la sphérule pour le colorant basique, affinité qui finit par disparaître entièrement dès le moment où la sphérule cesse d'être colorée par le lipochrôme.

Après sa décoloration, la sphérule perd sa forme sphérique; elle devient oblongue; puis s'étale et finit par disparaître du plasma sanguin où elle semble se dissoudre.

Parfois la destruction de la sphérule s'accomplit avant la disparition totale de son lipochrôme. Celui-ci doit alors se répartir dans le plasma sanguin au moment où s'effectue la fonte de la sphérule.

Néanmoins, le plasma sanguin des Coléoptères que je viens d'étudier, ne présente jamais de coloration jaune. Par suite, il faut admettre que le lipochrôme non utilisé de la sphérule disparue est rapidement éliminé du sang. Je pense que, dans ce cas, ce sont les cellules péricardiques qui accomplissent cette élimination.

En effet, chez ces insectes, les cellules péricardiques âgées renferment presque toujours dans leur vacuole de petits cristaux brunâtres. Ce sont des cristaux de zoonérythrine ; comme tels, ils se colorent fortement en bleu intense par l'acide sulfurique concentré. Ils sont solubles dans les solvants de la zoonérythrine : alcool éthylique absolu (qui dissout les lipochrômes quand ils sont accompagnés de graisse), éthers acétique et sulfurique, chloroforme, sulfure de carbone, benzène, etc.

La solution chloroformique des cristaux des cellules péricardiques présente un intérêt paticulier. Le résidu de son évaporation fournit, en présence de l'acide acétique glacial, un précipité cristallin dont les éléments constitutifs sont en tous points semblables aux cristaux des vacuoles des cellules péri-

cardiques qui, de même que ces derniers, se colorent en bleu intense par l'acide sulfurique concentré.

L'adjonction de cet acide acétique à une goutte de sang desséché du même insecte permet également de précipiter sous une forme cristalline semblable le lipochrôme des sphérules ; ces cristaux sont vivement colorés en bleu par l'acide sulfurique concentré, ce qui, joint à la propriété qu'ils ont de se dissoudre dans les mêmes dissolvants que ceux provenant des cellules péricardiques, permet de les identifier avec ces derniers. Du fait que les cristaux des vacuoles des cellules péricardiques sont constitués par le lipochrôme du sang de l'insecte, on doit reconnaître ces cellules, avec Kowalevsky (**1892-1894**), comme des éléments purificateurs du sang, et leur attribuer le rôle d'éliminer du plasma sanguin le lipochrôme qu'il peut contenir à un moment donné.

LA SPHÉRULE PEUT-ELLE ÊTRE CONSIDÉRÉE COMME UN ÉLÉMENT DE RÉSERVE ?

La sphérule, ai-je dit, renferme une petite quantité d'un composé graisseux encore mal élaboré ; ne pourrait-on pas, par suite, la considérer comme une matière de réserve ? Je ne le pense pas ; tout au plus pourrait-on admettre qu'il y a entre ces sphérules et celles des cellules adipeuses une certaine parenté. En effet, si ces sphérules étaient des éléments de réserve pour l'organisme de l'insecte elles devraient disparaître, ou tout au moins diminuer sensiblement de nombre après un jeûne prolongé. Or, on les observe tout aussi nombreuses dans le sang des Coccinelles et des Galéruques qui ont passé l'hiver à l'abri des écorces que dans le sang de ces mêmes insectes qui éclosent en juin et lesquels n'ont jamais été privés de nourriture.

La présence des parasites sanguins (Mermis, larves d'Hyménoptères, de Diptères, etc.) n'influence nullement les sphé-

rules et les cellules à sphérules. Ces éléments ne subissent pas non plus de modification soit à l'approche des mues, soit à l'approche de la nymphose.

Ils ne sont pas non plus influencés au moment de la maturité des éléments sexués.

En résumé de ces diverses observations, il m'est permis de dire que, malgré l'opinion émise par Max Kollmann (**1908**), il existe dans le sang d'un certain nombre de Coléoptères, outre des lymphocytes et des leucocytes granuleux proprement dits, d'autres leucocytes dont les granules prennent un plus grand développement et constituent de véritables sphérules. Ces leucocytes, que j'ai appelés cellules à sphérules, résultent de modifications diverses apportées dans le cytoplasme des leucocytes normaux dont ils dérivent.

Ces modifications se traduisent par l'apparition de petites granules acidophiles qui déterminent autour d'eux un centre de réactions aboutissant à la formation de sphérules basophiles.

Les sphérules présentent en cet état leur maximum de développement; elles sont alors expulsées de leurs cellules productrices suivant des processus variant avec les diverses espèces d'insectes considérés.

Elles deviennent alors libres et c'est sur cette forme qu'elles s'observent dans le plasma sanguin. Elles sont colorées vivement en jaune par un lipochrôme, la zoonérythrine qui disparaît au fur et à mesure que la sphérule vieillit.

La disparition de la sphérule est le plus souvent précédée d'une complète décoloration. Cette disparition s'effectue par la fonte de la sphérule dans le plasma sanguin.

Les sphérules se rencontrent dans le sang des insectes que nous avons étudiés durant toutes les périodes de leur vie. La présence des parasites sanguins, l'approche des mues, de la nymphose, la maturité des éléments sexués, les jeûnes prolongés sont sans influence sur ces éléments sanguins. On ne peut, par suite, malgré la minime quantité de matière grasse qu'elles

peuvent renfermer à un moment donné, les considérer comme des éléments de réserve.

Certaines réactions chimiques qu'elles présentent permettent au contraire de faire de ces sphérules un élément non passif, mais actif du plasma sanguin. Ce sont, à mon avis, des ferments figurés du sang de l'insecte.

Grenoble, le 12 *mai* 1909.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1904 *a*. Bruntz (L.). Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. (*Arch. Biologie*, vol. XVIII.)

1906 *b*. Bruntz (L.). Les globules sanguins des Crustacés arthrostracés. (*C. R. Soc. Biol.* IX.)

1907 *c*. Bruntz (L.). Etudes sur les organes lymphoïdes phagocytaires et excréteurs des Crustacés supérieurs. (*Arch. Zool. expér. et gén.*, 4e sér., vol. VII.)

1889 91 *a*. Cuénot (L.). Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 1re partie : Vertébrés. (*Arch. Zool. expér. et gén.* 2e série, vol. VII.) 2e partie : Invertébrés. (*Id.* 2e série, vol. IX.)

1893 *b*. Cuénot (L.). Etudes physiologiques sur les Crustacés décapodes. (*Arch. Biol.*, t. XIV.)

1894 *c*. Cuénot (L.). Le rejet du sang comme moyen de défense chez quelques Coléoptères. (*C. R.* 118, p. 875-877.)

1896 *d*. Cuénot (L.). Sur la saignée réflexe et les moyens de défense chez quelques Insectes. (*Arch. Zool. expér.* (3). 4., p. 655-688.)

1897 *e*. Cuénot (L.). Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. (*Arch. anat. micr.* I.)

1905 *f*. Cuénot (L.). Organes phagocytaires des Crustacés décapodes. (*Arch. Zool. expér. et gén.* 4e série, vol. II.)

1903. Otto von Furth. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. (Yena.)

1904. Henneguy (L.-F.). Les Insectes. (Paris.)

1906. Hollande (A.-Ch.). Etude physico-chimique du sang de quelques insectes. Toxicité de ce sang. (Thèse de Pharmacie, Faculté de Lyon).

1896. Isquierdo (V.). Sobre los liquidos arrojados por los Insectos para defenderse de sus enemigos. (*Act. Soc. Scient. Chili.* 5, p. 257.)

1908. Kollmann (Max). Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. (*Ann. Sc. nat. Zoologie.* T. VIII. N° 14.)

1892 *a*. Kowalesvky (A.). Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. (*Congrès intern. de Zool.* 2e *session à Moscou.*)

1894 *b*. Kowalevsky (A.). Etudes expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. (*Mélanges biol. Pétersbourg.* Vol. XXXVIII.)

1895. Lutz (K.-G.). Das Bluten der *Coccinelliden.* (*Zool. Anzeiger* 18., p. 244-245.)

1902. Porta (A.). Richerche sull' apparato di secrezione o sul secreto della *Coccinella 7-punctata.* (*Anat. Anzeiger* XXII. N° 9-10, p. 177-193. 1 pl.)

1909. Poyarkoff (E.). Rôle phagocytaire du corps gras chez la *Galéruque de l'orme* pendant la métamorphose. (*C. R. Soc. Biol.* N° 14. T. LXVI.)

1892 *a*. Zopf (W.). Carotinbildung und carotinausscheidung bei gewissen käfern (*Chrysomeliden* und *Coccinelliden*). (*Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen.* 2 Heft, p. 12-16.)

1893 *b*. Zopf (W.). (*Ibid.* 2 Heft, p. 32.)

EXPLICATION DE LA PLANCHE VIII

Fig. 1. Lymphocyte du sang de *Mysia oblongoguttata* L. Sublimé acétique; hématoxyline ferrique. × 750.

Fig. 2. Jeune lymphocyte du sang de *Lachmaea crataegi* Forst. × 750.

Fig. 3. Leucocyte granuleux du sang d'*Epilachna chrysomelina* F.; *g*, granules acidophiles. × 1500.

Fig. 4. Phagocyte du sang de larve d'*Epilachna chrysomelina* F., montrant ses pseudopodes d'attache in vivo. *n*, noyau; *b*, particule d'encre de Chine phagocytée. × 1500.

Fig. 5. Sphérules du sang de *Mysia oblongoguttata* L., fixation par la chaleur; coloration bleu de Méthyle-éosine. *a*, *b*, *c*, localisations diverses de grains éosinophiles dans les sphérules. *d*, forme la plus fréquente affectée par la sphérule; celle-ci est vue de face et ne possède qu'un grain éosinophile qui occupe son centre; *e*, autre sphérule vue de profil et montrant la disposition des grains éosinophiles. × 2250.

Fig. 6. Leucocyte phagocyte du sang de *Mysia oblongoguttata* L. Cette cellule a été dessinée pour montrer les deux plasmosomes (*p*) qu'elle renferme à ses deux pôles. × 950.

Fig. 7. Cellule à sphérules du sang de la larve d'*Epilachna chrysomelina* F. × 1500.

Fig. 8. Cellule à sphérules du sang de l'adulte de *Lochmaea crataegi* Forst. *s*, sphérules en voie de formation. × 2250.

Fig. 9. Cellule à sphérules du sang de l'adulte de *Galeruca monticola* Ksw. *N*, noyau; *s*, sphérule jeune; s^1, accroissement de la sphérule en volume; s^2, sphérule adulte; s^3, sphérule vacuolisée. × 1080.

FIG. 10. Sphérules libres du sang de *Galeruca monticola* Ksw.

a, sphérule renfermant *in vivo* le pigment jaune (*zoonérythrine*) qui la colore, avec bordure protoplasmique;

b, la même après traitement par l'éther acétique dans lequel le pigment est soluble;

c, sphérule traitée par l'éther acétique et colorée ensuite par le lichtgrün; on voit apparaître ainsi le réseau formé par des mailles albuminoïdes.

d, réunion de trois petites sphérules, englobées dans une même masse de protoplasme provenant de la cellule où les sphérules se sont formées. × 1500.

FIG. 11. Cellule à sphérules d'une larve de chrysomélides sp. ind. figure karyokinétique; disposition des sphérules (légèrement schématisée).

FIG. 12. Cellule à sphérules de la même larve montrant *in vivo* la disposition des sphérules. × 1500.

FIG. 13. Coupe schématique de la peau de la larve du *Lampyris noctiluca* L. représentant une logette hypodermique formée par les prolongements de la chitine.

cut., cuticule; *gl.*, cellule glandulaire de cuticule; *le.*, leucocyte allongé; *csp.*, *csp.'*, *csp''*, cellules à sphérules à divers stades de développement; *Chyp.*, cellule hypodermique sécrétant la chitine; *cg*, cellules graisseuses avec leurs sphérules acidophiles; *o*, entrebâillement formé par deux prolongements chitineux internes par où s'échappent les sphérules pour se rendre dans le sang de l'insecte. × 500.

FIG. 14. Sphérules du sang du *Lampyris noctiluca* L. *a*, sphérule ayant un grain acidophile en son centre, forme la plus commune; *d*, sphérule ayant un croissant acidophile accolé sur son bord; *c*, sphérule présentant un réticulum albuminoïde rendu visible par le traitement à l'éther acétique; *b*, association de trois sphérules. × 2250.

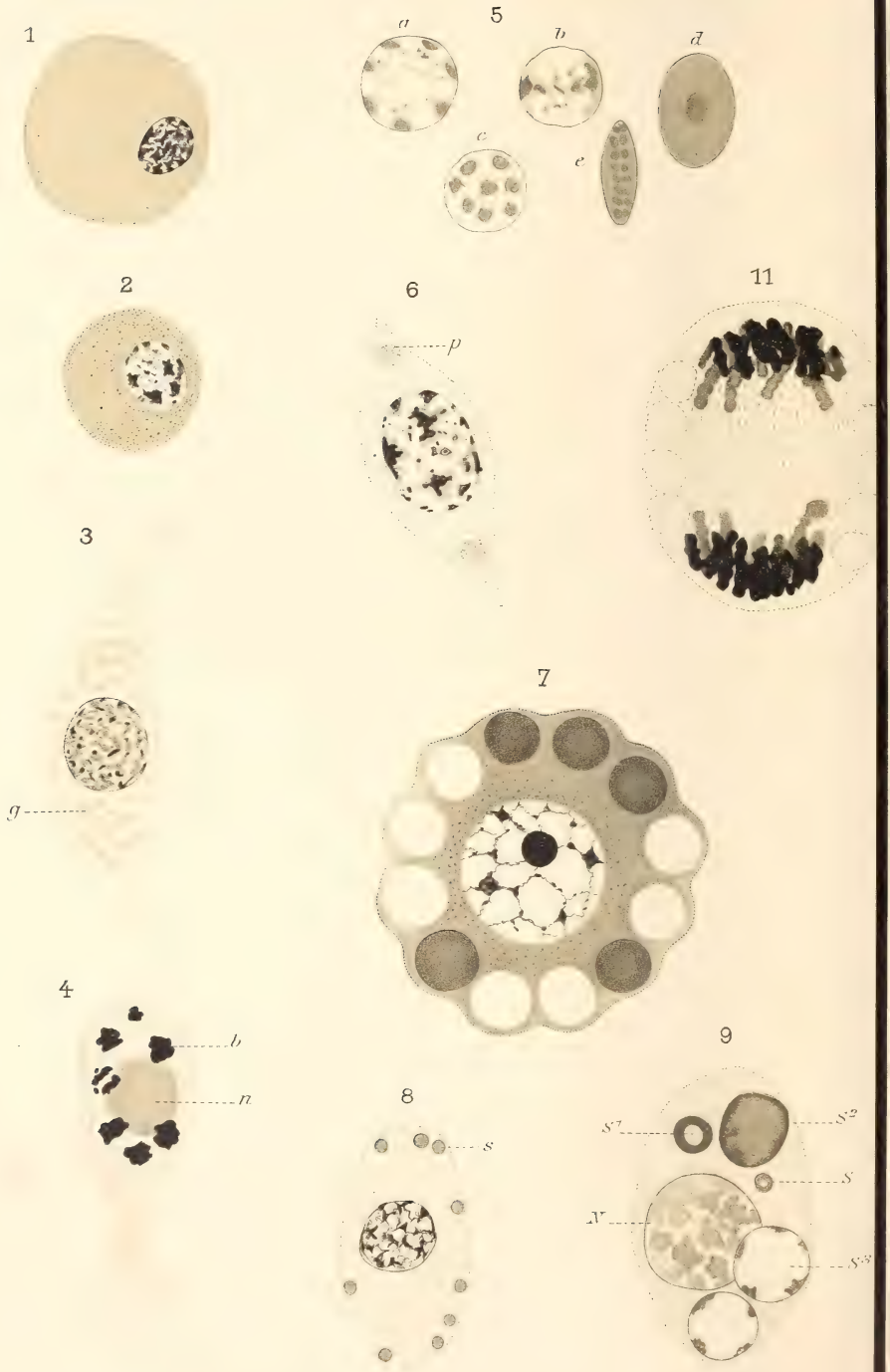
FIG. 15. Jeune cellule à sphérules de la larve de *Lampyris noctiluca* L. 14 μ. × 1080.

FIG. 16. Mode de formation des sphérules dans le cytoplasme d'une cellule à sphérules du sang de la larve de l'*Epilachna chrysomelina* F. × 2250. Coloration au giemsa après fixation à l'alcool-ether.

a, première apparition de la sphérule sous la forme d'un grain acidophile; en *a'* la coloration acidophile s'accentue; *b*, la sphérule formée réagit sur le cytoplasme environnant et s'accroît en volume *b'*; *c*, la sphérule a presque atteint son complet développement; en *c*, on ne voit presque plus le grain acidophile central initial qui disparaît sous la coloration basophile intense que prend alors le reste du corps de la sphérule; *d* et *d'*, derniers stades de la sphérule avant sa mise en liberté dans le sang.

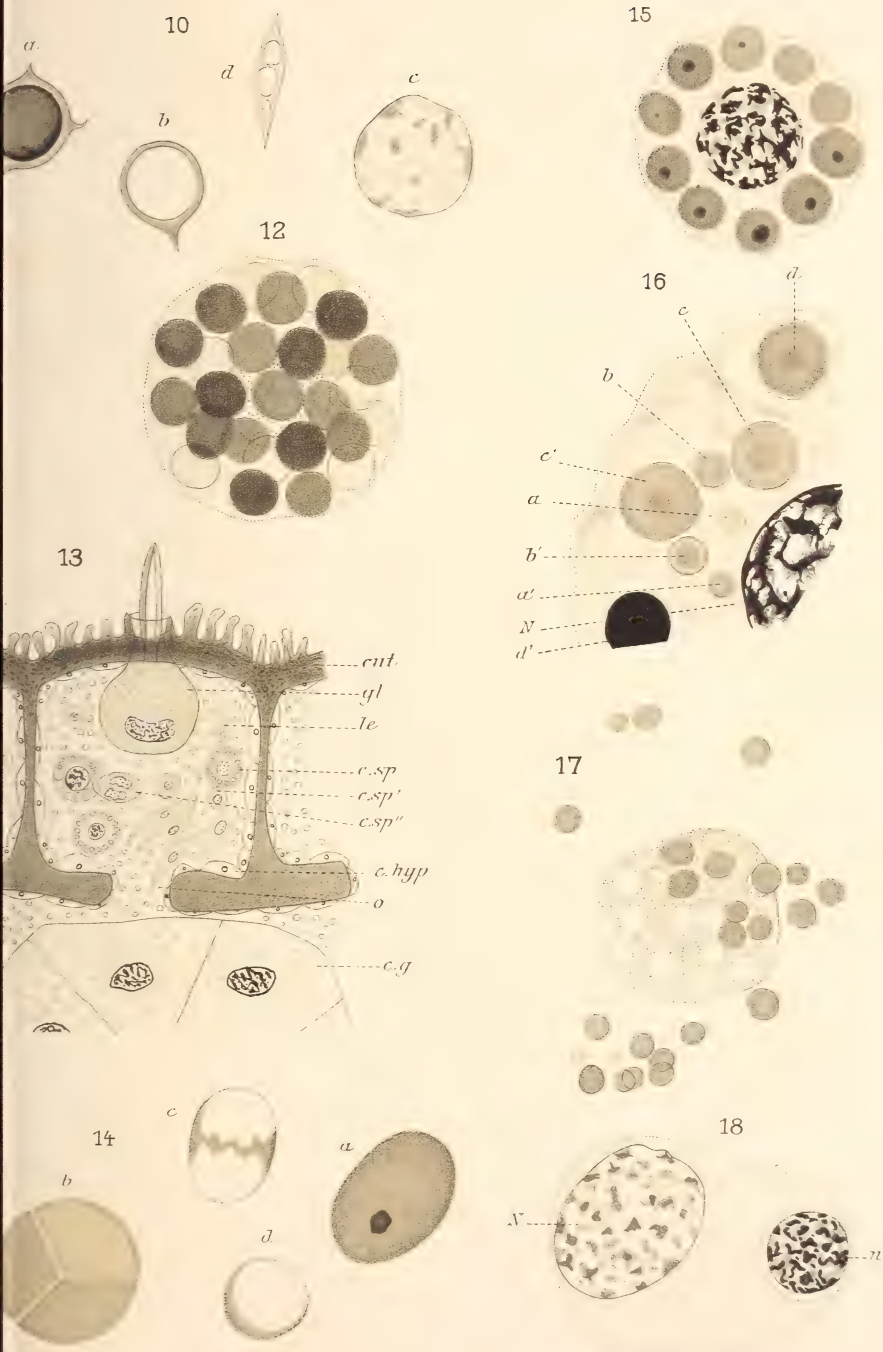
FIG. 17. Mise en liberté des sphérules hors d'une cellule à sphérules du sang de *Coccinella 7-punctata* L. × 1080.

FIG. 18. Phagocyte du sang de l'adulte de *Galeruca tanaceti* L. ayant phagocyté un noyau nu (*n*) provenant d'une cellule à sphérules détruite. *N*, noyau du phagocyte. × 1500.



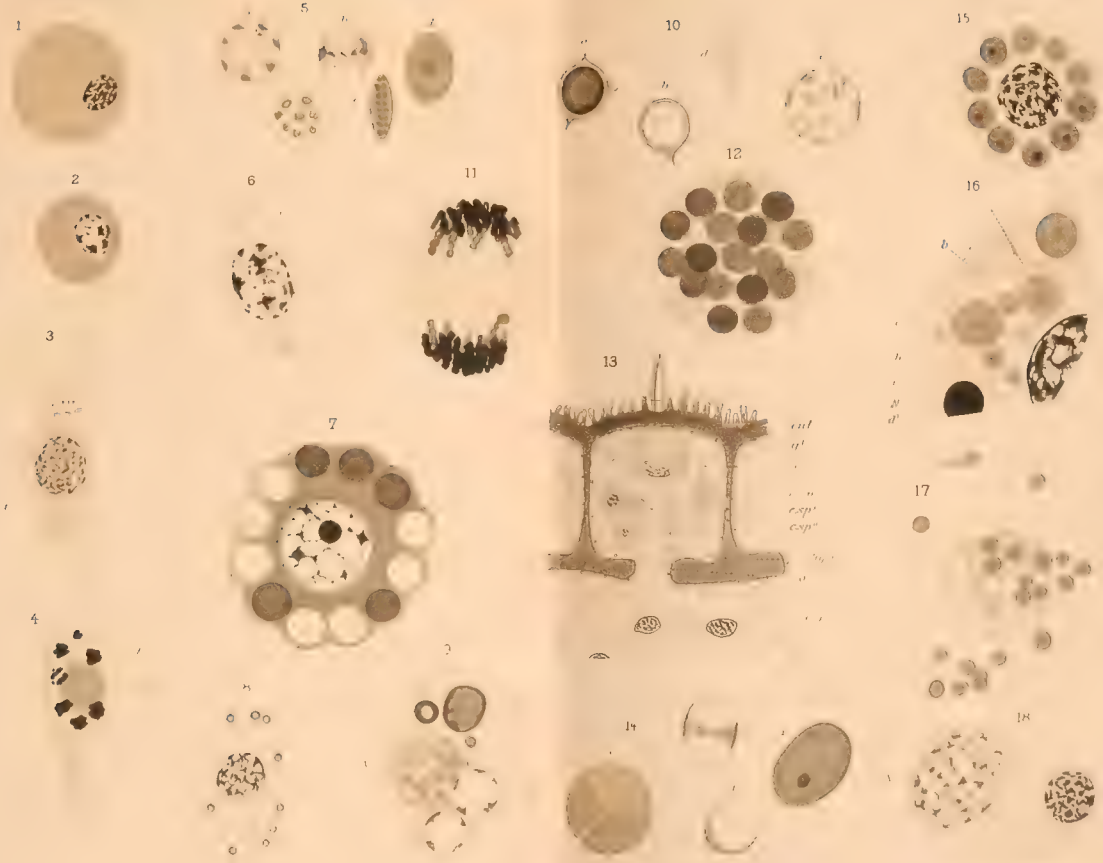
A. Ch. Hollande del.

SANG DE



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

OLÉOPTÈRES



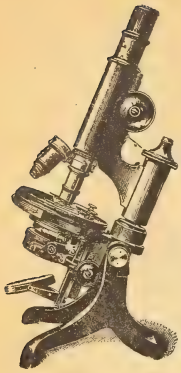
Ach Hollande del.

SANG DES COLÉOPTÈRES

On peut se procurer à la librairie Reinwald, 61, rue des Saints-Pères, Paris-vi^e, les mémoires isolés à partir du tome I de la 4e série jusqu'au tome VII. Ceux parus dans les tomes VIII et suivants sont mis en vente à la librairie A. Schulz, 3, place de la Sorbonne, Paris-v^e. Voici le prix pour ceux parus dans les tomes I, II et III :

	Prix fr.	c.
P. BOUIN et P. ANCEL. — Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. 87 p., 4 fig., 3 pl. doubles dont deux en couleurs (1903)...	9	»
P. BOUIN. — Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*. 34 p., 2 pl. dont une double (1905).....	4	50
P. BOUIN et P. ANCEL. — La glande interstitielle du testicule chez le Cheval. 44 p., 1 pl. simple en couleurs et 2 doubles en couleurs (1905).....	7	»
L. BOUTAN. — Les perles fines Leur origine réelle. 44 p., 7 fig., 1 pl. double (1904).	4	50
L. BRASIL. — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. 165 p., 24 fig., 5 pl. dont deux en couleurs (1904).....	12	»
L. BRASIL. — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. 22 p., 2 fig., 1 pl. simple (1905).....	2	»
E. BUGNION et N. POPOFF — La spermatogénèse du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm.). 51 p., 4 pl. doubles (1905).....	10	»
G. CHICHKOFF. — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy 9 pl., 1 pl. (1903).....	1	25
L. CUÉNOT. — L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes. 15 p., 1 pl. double en couleurs (1905).....	2	50
Y. DELAGE. — Sur les mouvements de torsion de l'œil. 36 p., 1 fig., 5 pl. doubles (1903).....	6	50
Y DELAGE. — Élevage des larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*. 16 p., 12 fig., 1 pl. et : La parthénogenèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. 4 p. (1904).....	3	»
A. DRZEWINA. — Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. 194 p., 9 fig., 1 pl. double en couleurs (1905).....	9	50
L. FAUROT. — Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies. 42 p., 14 fig., 4 pl. (1903).....	6	50
J. GAUTRELET. — Les pigments respiratoires et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur. 143 p. (1903).....	4	50
F. GUITEL. — Descriptions comparatives des *Lepadogaster bimaculatus* Pennant et *microcephalus* Brook. 138 p., 11 fig., 1 pl. en couleurs (1904)...	8	»
P. HALLEZ. — Observations sur le parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez *Bougainvillia*. 12 p., 1 pl. (1905).....	1	50
A. de KOROTNEFF. — Résultat d'une expédition zoologique au lac Baïkal pendant l'été de 1902. 26 p., 12 fig., 1 c. (1904).....	3	»
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites, avec la description des Diplopodes par H. W. Brölemann. 53 p., 24 fig. (1904).....	5	50
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Notes sur les Infusoires endoparasites. — I. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq parasite d'*Audouinia tentaculata*. — II. *Opalina saturnalis* Léger et Duboscq parasite de *Box boops* L. 20 p., 3 fig., 1 pl. (1904).....	2	50
P. MARCHAL. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. 80 p., 5 pl. doubles dont 4 en couleurs (1904).....	12	50
P. MITROPHANOW. — Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies. 27 p., 39 fig. (1903).....	5	»
S. MOTZ-KOSSOWSKA. — Contributions à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. — I. Hydraires gymnoblastiques. 60 p., 13 fig., 1 pl. double (1905).....	5	50
D.-N. VOINOV. — La spermatogénèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. 99 p., 6 fig., 5 pl. (1903).....	9	»

Pour les volumes suivants les prix des mémoires sont indiqués sur la couverture.



MICROGRAPHIE - BACTÉRIOLOGIE

E. COGIT & Cie

36, Boulevard Saint-Michel, Paris

CONSTRUCTEURS D'INSTRUMENTS ET D'APPAREILS POUR LES SCIENCES

Ateliers et Magasins d'expédition : 25, rue Denfert-Rochereau

Dépôt pour la France des Microscopes E. Leitz

Microtomes MINOT et Microtomes de toutes marques. — *Produits chimiques et colorants spéciaux pour la Micrographie et la Bactériologie.* — Dépôt des Produits de GRUBLER et Cie, de Leipzig. — Etuves à culture, Autoclaves, Installations complètes de Laboratoires, Milieux de cultures stérilisés. — Nouveaux appareils LATAPIE pour la séparation du Sérum du sang.

Nouvel appareil microphotographique COGIT

Téléphone 812-20

Impressions Artistiques

PHOTOTYPIE

J. BIENAIMÉ

REIMS

Illustration d'Ouvrages d'Art et de Science

Diplômes — Catalogues — Programmes

CARTES POSTALES

FONTENAY-AUX-ROSES (SEINE) — IMP. L. BELLENAND

XLIIe Volume N° 6 Novembre 1909

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

Tome II * Numéro 6

F. MARCEAU. — Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparée des muscles adducteurs des Mollusques acéphales.

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Prix : 18 francs
Paru le 10 Novembre 1909

Les mémoires publiés dans les *Archives* paraissent isolément ; le volume sera donc composé d'un nombre variable de fascicules.

Smithsonian Institution
DEC 28 1909
National Museum

ARCHIVES

de

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale,** fondées en 1872 par Henri de Lacaze-Duthiers, comptent actuellement 42 volumes publiés qui sont en vente au prix de **50** francs le volume cartonné.

Le prix de l'abonnement pour un volume à partir de la 5e série est de :

50 francs pour Paris — **52** francs pour les départements et l'étranger.

Chaque volume comprend au moins 40 feuilles de texte illustrées de nombreuses figures et accompagnées de planches hors texte en noir et en couleurs. Il se compose d'un nombre variable de fascicules, plus quelques feuilles de **Notes et Revue.**

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale** forment, en réalité, deux recueils distincts dont les buts sont différents :

I. — Les **Archives** proprement dites sont destinées à la publication des mémoires définitifs étendus et pourvus le plus souvent de planches hors texte. Les volumes paraissent par fascicules, chaque fascicule ne comprenant le plus souvent qu'un seul mémoire.

II. — Les **Notes et Revue** publient de courts travaux zoologiques, des communications préliminaires et des mises au point de questions d'histoire naturelle ou de sciences connexes pouvant intéresser les zoologistes. Cette partie de la publication ne comporte pas de planches mais toutes les sortes de figures pouvant être imprimées dans le texte. Elle paraît par feuilles isolées, sans périodicité fixe, ce qui permet l'impression immédiate des travaux qui lui sont destinés.

L'apparition rapide, l'admission des figures et le fait que les notes peuvent avoir une longueur quelconque, font que cette partie des **Archives** *comble une lacune certaine parmi les publications consacrées à la Zoologie.*

Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirages à part de leurs travaux (brochés sous couverture spéciale avec titre, s'il s'agit de mémoires parus dans les **Archives** proprement dites). Ils peuvent en outre s'en procurer un nombre plus considérable à leur frais, d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	1 feuille
Les 50 exemplaires.....	**5** fr.	**7** fr. **50**	**10** fr.
Couverture avec titre, en sus.....	**5** fr.	**5** fr.	**5** fr.

A ce prix il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu. Ce prix varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. A titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivant comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en photocollographie ou lithographie, tirage en une seule teinte. **10** fr.

Planche gravée sur cuivre ou lithographie en plusieurs teintes..... **20** fr.

Les travaux destinés à servir de thèses de doctorat sont reçus aux mêmes conditions que les travaux ordinaires.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

Les articles publiés dans les **Notes et Revue** peuvent être rédigés en **français,** en **allemand,** en **anglais,** ou en **italien ;** ils sont rémunérés à raison de **10** centimes la ligne. *Pour faciliter l'impression correcte des notes en langues étrangères, il est recommandé d'envoyer à la place du manuscrit une copie à la machine à écrire.*

Les travaux destinés aux **Archives de Zoologie expérimentale** et aux **Notes et Revue** doivent être envoyés à l'un des Directeurs :

M. G. Pruvot, Laboratoire d'anatomie comparée, Sorbonne, Paris-ve ;

M. E. G. Racovitza, 112, boulevard Raspail, Paris-vie.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome II, p. 295 à 469, pl. IX à XII.
10 Novembre 1909

RECHERCHES

SUR LA

MORPHOLOGIE, L'HISTOLOGIE ET LA PHYSIOLOGIE COMPARÉES

DES MUSCLES ADDUCTEURS

DES

MOLLUSQUES ACÉPHALES

PAR

F. MARCEAU

Professeur suppléant à l'Ecole de Médecine de Besançon.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

I. — MORPHOLOGIE.

Chap. I. — *Historique* 296

Chap. II. — *Etude proprement dite* (p. 299). — Nombre (p. 299). — Position (p. 300). — Forme (p. 303). — Dimensions (p. 304). — Insertions (p. 305). — Orientation (p. 306). — Constitution (p. 307). — Disposition des parties nacrée et vitreuse (p. 308).

II. — HISTOLOGIE.

Chap. I. — *Historique* 323

Chap. II. — *Technique et objets d'étude* 336

Chap. III. — *Constitution des muscles adducteurs* (p. 338). — Insertion aux valves (p. 340). — Etude des fibres constitutives des muscles adducteurs (p. 341).

A. Partie nacrée. — Forme (p. 341). — Dimensions (p. 344). — Structure (p. 345).

B. Partie vitreuse. — Forme (p. 348). — Dimensions (p. 350). — Structure (p. 351).

Phénomènes de dégénérescence des fibres dans les muscles adducteurs. 360

III. — PHYSIOLOGIE.

Chap. I. — *Historique* 362

Chap. II. — *Fonctions des muscles adducteurs. — Rôle de leurs deux parties constitutives* 369

Chap. III. — *Force absolue.* — *Résistance à la rupture* (p. 384). — Méthode et résultats de Plateau (p. 387). — Méthode et résultats de l'auteur (p. 392). — Force absolue correspondant au relâchement complet des muscles adducteurs (p. 398).
Chap. IV. — *Force de contraction volontaire.* — *Elasticité.* — *Tonicité* 400
Chap. V. — *Excitabilité* 412
Chap. VI. — *Contractilité.*
A. Muscles pris dans les conditions physiologiques 421
B. Muscles isolés ayant perdu plus ou moins complètement leur tonicité .. 434
C. Mécanisme de la contraction des fibres à fibrilles héliçoïdales des parties vitreuses des muscles adducteurs. — Rapports entre la structure de ces fibres et la rapidité de leur contraction 442
Chap. VII. — *Mouvements des valves* 458
Bibliographie 462
Conclusions 465
Explication des planches 465

I. — Morphologie

CHAPITRE I

HISTORIQUE

Les données morphologiques actuelles sur les muscles adducteurs des Acéphales sont très incomplètes et les traités classiques n'en parlent pas (E. Perrier) ou mentionnent simplement la constitution hétérogène de ces muscles (A. Lang) qui était connue depuis longtemps déjà. En effet, d'après Bronn (**1862**), les anciens zoologistes avaient déjà remarqué la constitution hétérogène des muscles adducteurs de la plupart des Acéphales et attribué une fonction spéciale à chacune de leurs deux parties constitutives, vitreuse et nacrée (voir plus loin, historique de la physiologie), mais sans chercher à quelle différence de structure ces aspects correspondent. Bronn figure des muscles hétérogènes chez l'Huître, le Lithodome, le Peigne, la Modiole.

Coutance (**1878** *a*) remarqua aussi cette constitution hétérogène chez *Pecten maximus*, *P. varius*, *Ostrea edulis*, *Anomia ephippium*, *Pectunculus pilosus*, *Venus decussata*, *V. verrucosa*, *Cardium edule*, *C. serratum*, *Mytilus edulis*. Chez *Pecten maximus*, il a observé une disposition du muscle adducteur qui est

très favorable à son fonctionnement (voir fig. VIII et IX de cet auteur). Ce muscle, dit-il, est un cylindre légèrement incliné vers le bord libre des valves de telle sorte que son insertion est éloignée de la charnière, ce qui lui donne une puissance plus grande que s'il était vertical. En outre, grâce à son inclinaison, et pour une ouverture déterminée des valves, ce muscle doit s'allonger davantage que s'il était vertical, ce qui augmente sa résistance à l'allongement ou à l'ouverture des valves, provoquée par la résistance élastique du ligament, puisque l'allongement d'un muscle augmente son élasticité et sa force de résistance à l'allongement même (1). ANTHONY a observé récemment (**1904** *a*) que dans tout muscle adducteur hétérogène « la partie blanche nacrée est toujours périphérique, la partie jaunâtre opaque centrale par rapport à l'animal ». Il figure différents types d'Acéphales Dimyaires et Monomyaires où cette disposition est réalisée. Il a remarqué en outre que les deux parties de ces muscles sont disposées de telle sorte que toutes les fibres de celle qui est blanche nacrée sont plus courtes que celles de la partie jaunâtre opaque, c'est-à-dire que la ligne (2) de séparation des deux parties d'un muscle adducteur est le lieu géométrique des génératrices d'un cylindre ayant une longueur donnée ; du côté périphérique de cette ligne, toutes les fibres ont une longueur plus petite et du côté central, elles ont une longueur plus grande. Cette particularité lui permet de prévoir géométriquement quelle sera la forme de la ligne de séparation des deux parties d'un muscle adducteur, étant donnée la forme des deux surfaces sur lesquelles il s'insère. Il cite plusieurs exemples vérifiant sa théorie.

Comme l'avait fait COUTANCE, ANTHONY constate encore que, détachée de l'une de ses insertions, la partie nacrée d'un muscle adducteur se rétracte plus que sa partie vitreuse, et il en con-

(1) Cette dernière assertion n'est pas tout à fait exacte, car il ne faut pas oublier que si l'allongement du muscle incliné est plus grand que celui du muscle vertical, la longueur du premier est également plus grande.

(2) Cette ligne est l'intersection de la surface de séparation des deux parties du muscle adducteur par un plan qui est perpendiculaire à la direction de ses fibres.

clut que «la valeur du coefficient de raccourcissement des fibres est en rapport avec leur position sur la valve ; une fibre lisse (p. nacrée) à coefficient de raccourcissement considérable ne pourrait se trouver placée en un endroit où les deux valves sont très écartées, ou bien il faudrait qu'elle se terminât d'un côté ou de l'autre par un tendon, de même une fibre striée (p. vitreuse), à coefficient de raccourcissement faible ne pourrait se trouver placée à un endroit où les valves sont très rapprochées, ou bien il faudrait qu'une cavité existât en cet endroit. »

A la même époque (**1904** *c*) j'ai montré que la disposition anatomique mise en évidence par Anthony, favorise éminemment la fonction de la partie nacrée du muscle adducteur dont l'élasticité et la tonicité doivent faire équilibre à la traction constante exercée sur ce muscle par suite de l'élascité du ligament de la charnière, plus ou moins déformé tant que les valves ne bâillent pas complètement. En effet, l'élasticité et la tonicité de la partie nacrée du muscle adducteur sont d'autant plus mises en jeu que cette partie a subi un allongement plus grand, ce qui arrive précisément en raison de sa faible longueur. C'est cette nécessité physiologique qui a déterminé non seulement la structure et la faible longueur des fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs, mais encore quelquefois même son éloignement plus grand de la charnière (*Anomia, Ostrea, Placuna*). Cette conclusion est d'ailleurs corroborée par ce fait que chez beaucoup d'Acéphales qui vivent enfoncés dans le sable et n'ont pas besoin de conserver leurs valves fermées pendant un certain temps, la partie nacrée de leurs muscles adducteurs ne s'est pas différenciée (*Solen, Lutraria elliptica, Pholas dactylus* ou bien est restée très rudimentaire (*Mactra glauca*) (1).

Enfin récemment (1906 *a*), j'ai constaté que chez certains Dimyaires dont le bord postérieur des valves doit s'ouvrir plus

(1) Chez *Mya arenaria* et *Mya truncata* qui cependant vivent enfouies dans le sable, les deux muscles adducteurs ont un aspect nacré dans toute leur étendue et peuvent maintenir les valves longtemps fermées (Voir note 1 de la p. 307).

que l'antérieur pour permettre la sortie des siphons, l'axe du muscle adducteur postérieur est plus rapproché de la direction de la charnière que celui du muscle antérieur, de telle sorte qu'à une variation de longueur égale de ces muscles, corresponde un mouvement plus étendu de ce bord postérieur (*Lutraria*, *Mactra*, *Mya*, *etc.*).

CHAPITRE II

ÉTUDE PROPREMENT DITE

Définition. — Ainsi que leur nom l'indique, les muscles adducteurs sont des organes contractiles destinés à produire le rapprochement plus ou moins durable des valves des Acéphales que l'élasticité de leur ligament d'union tend constamment à écarter l'une de l'autre. Ils ont la forme de cordons courts, à section généralement ellipsoïdale, s'étendant d'une valve à l'autre où ils s'insèrent directement, sans tendons et dont la direction est exactement perpendiculaire au plan d'union de ces valves lorsqu'elles sont symétriques.

Nombre. — Au point de vue du nombre de leurs muscles adducteurs, les Acéphales peuvent être groupés en deux catégories : les *Dimyaires* qui ont deux muscles adducteurs et les *Monomyaires* qui n'en ont qu'un. Les Dimyaires se divisent eux-mêmes en deux sous-catégories suivant que leurs deux muscles sont à peu près égaux (1) ou inégaux : les *Isomyaires* et les *Anisomyaires*. De la sorte, on peut diviser les Acéphales, au point de vue des caractères de leurs muscles adducteurs, en trois groupes dans lesquels on a cité les principaux genres (tableau I).

(1) Chez tous les *Isomyaires*, l'adducteur postérieur, situé près de l'anus, est toujours plus développé que l'antérieur, situé près de la bouche. Chez *Mya truncata*, *Pholas dactylus*, *Solen vagina* l'adducteur antérieur est au contraire plus développé que l'adducteur postérieur.

TABLEAU I

Classification des Acéphales d'après la disposition de leurs muscles adducteurs

DIMYAIRES	ISOMYAIRES	*Anodonta, Arca, Cardium, Chama, Cyrena, Lutraria, Mya, Nucula, Pectunculus, Pholas, Psammobia, Tapes, Unio, etc.*
	ANISOMYAIRES	*Dreyssensia, Modiola, Mytilus, Pinna, etc.*
MONOMYAIRES		*Anomia, Ostrea, Pecten, Placuna, Lima, Spondylus, etc.*

Avec ANTHONY (**1904** a) et d'autres auteurs, nous ferons remarquer que ces trois groupes n'ont évidemment aucune valeur au point de vue de la classification systématique, car les muscles sont des organes extrêmement variables, s'adaptant avec une très grande facilité aux conditions d'existence, se développant ou s'atrophiant suivant qu'ils sont appelés à fonctionner plus ou moins énergiquement, se déplaçant même dans le sens de la pression exercée sur eux par d'autres organes.

Les *Dimyaires isomyaires* et *anisomyaires* et *les Monomyaires* sont des formes ou types de convergence dus à l'action de causes morphogéniques identiques s'étant exercées sur des animaux appartenant à des genres différents. Il est très probable que la forme *Dimyaire isomyaire* a été la plus primitive et que c'est par atrophie progressive du muscle adducteur antérieur que les formes *Dimyaire anisomyaire* et *Monomyaire* ont été ensuite réalisées.

POSITION. — Chez les *Dimyaires*, les muscles adducteurs sont situés près des extrémités des valves, l'un au voisinage de la bouche (l'antérieur) et l'autre au voisinage de l'anus (le postérieur). La bouche est ventrale par rapport au muscle adduc-

teur antérieur, tandis que l'anus est dorsal par rapport au muscle adducteur postérieur. Ces muscles traversent les lobes du manteau près de leur bord, au niveau de leur ligne d'insertion sur les valves, de telle sorte que les impressions palléales aboutissent toujours aux impressions des muscles adducteurs (fig. I à XIV).

Chez les *Monomyaires*, le muscle adducteur antérieur a disparu et l'adducteur postérieur, plus développé, s'est rapproché

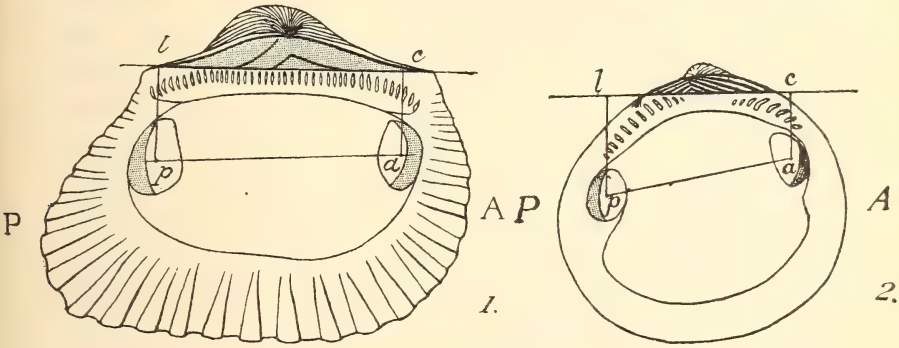


FIG. I et II. *Arca granosa* Lmck et *Pectunculus glycimeris* Linn. (réduites de 1/3). — *A*, bord antérieur ; *P*, bord postérieur ; *a* et *p*, axes des muscles adducteurs antérieur et postérieur ; *le*, ligne cardinale. La partie nacrée des muscles adducteurs est teintée en gris.

plus ou moins du centre des valves, tout en conservant ses rapports habituels avec l'anus. Ce muscle est encore très excentrique chez les *Pecten*, les Limes, il est plus central chez les Spondyles, les Avicules, les Huîtres, les Anomies. Il devient enfin rigoureusement central chez les Placunes. Dans ce cas, les impressions palléales n'aboutissent plus à l'impression du muscle adducteur. ANTHONY (**1905** a) a remarqué que chez ces Acéphales le ligament élastique est disposé un peu obliquement par rapport à la ligne cardinale et qu'il tend à s'orienter vers l'axe du muscle adducteur, sans d'ailleurs y parvenir complètement. Chez la Placune, où le muscle adducteur est central, le ligament élastique est orienté exactement suivant son axe (fig. XV à XXIII).

Chez les *Dimyaires*, les muscles adducteurs, ou plus exacte-

ment leurs axes, sont situés à des distances à peu près égales de la ligne cardinale, ligne idéale passant par le ligament fibreux d'union des valves et autour de laquelle celles-ci tournent lors de leurs déplacements. Chez les *Asiphonés*, dont le ligament fibreux est étendu et rigide, et où les mouvements des valves sont simples, sans bascule (1), les distances des axes des muscles adducteurs à la ligne cardinale sont en raison directe des longueurs moyennes de ces muscles, de sorte que ceux-ci s'allongent ou se raccourcissent proportionnellement à la longueur de leurs fibres. Comme le muscle adducteur postérieur est plus long que l'antérieur, son axe est situé à une distance de la ligne cardinale plus grande que celui du muscle adducteur antérieur (*Arca granosa, Isocardia cor, Pectunculus glycimeris, Pinna rudis ;* fig. I, III, II et XIV.) J'ai trouvé pour ces espèces les rapports suivants (tableau II) :

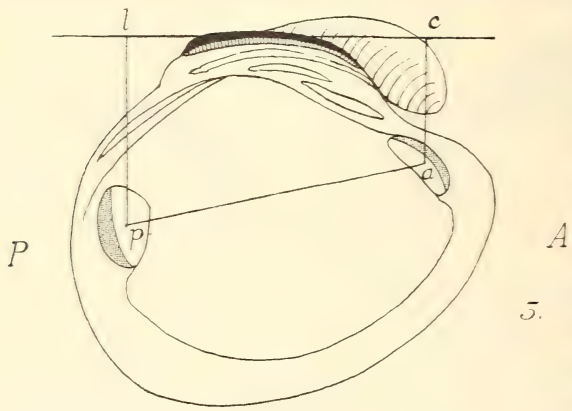


FIG. III. — *Isocardia cor* Linn. (réduite de 1/3). — Même légende que pour les fig. I et II.

TABLEAU II

Nom du Mollusque	Rapports des longueurs moyennes des muscles adducteurs.			Rapports des distances des axes des muscles adducteurs à la ligne cardinale.
Arca granosa	$\frac{a.\,a.}{a.\,p.}$	$= \frac{9,5}{11}$	= sensiblement	$\frac{16}{19}$
Isocardia cor.....	$\frac{a.\,a.}{a.\,p.}$	$= \frac{18}{13}$	= —	$\frac{24}{40}$
Pectunculus glycimeris...	$\frac{a.\,a.}{a.\,p.}$	$= \frac{7}{9}$	= —	$\frac{13}{19,5}$
Pinna rudis	$\frac{a.\,a.}{a.\,p.}$	$= \frac{4}{16}$	= —	$\frac{6}{25}$

(1) Voir Physiologie, chap. VII, p. 458.

Lorsque la rigidité du ligament fibreux n'est pas assez grande pour empêcher de petits mouvements de bascule par contraction inégale ou non simultanée des muscles adducteurs, le postérieur, qui est à peine plus long que l'antérieur, est situé à une distance un peu plus petite de la ligne cardinale (*Anodonta*, *Cardium*, *Unio* ; fig. V et VI).

Chez les *Siphonés* où les valves ont à exécuter des mouvements de bascule pour la sortie du pied et surtout des siphons, la disposition que je viens de signaler est encore exagérée, de sorte que chez eux, le bord postérieur des valves a des mouvements plus étendus que le bord antérieur (*Venus*, *Dosinia*, *Tapes*, *Cardium Norvegicum* et surtout *Mya*, *Mactra*, *Lutraria* (1) ; fig. VII, VIII, VI, X, IX et XI.)

Forme. — Les muscles adducteurs sont des troncs de cylindre dont la section par le plan de symétrie des valves (section droite) est généralement elliptique. Elle est cependant à peu près régulièrement circulaire dans les genres *Anomia*, *Lima*, *Pecten*, *Spondylus*. Enfin dans les genres *Ostrea* et *Gryphea*, la surface du muscle en contact avec les viscères de l'animal est un peu concave (2). Les bases du tronc de cylindre sont en général des surfaces faiblement concaves, parfois elles sont à peu près planes (*Anodonta*, *Mytilus*, valve droite de *Pecten maximus*). Enfin, elles peuvent être concavo-convexes (*Gryphea*, *Ostrea*). Les directions de ces bases, déterminées par les plans tangents menés à leur surface par leur centre géométrique, ne sont pas parallèles, mais forment un angle dièdre dont la valeur est très variable. Elle est faible lorsque les valves sont très aplaties (*Anomia*, *Dosinia*, *Lucina*, *Placuna*), plus forte lorsque celles-ci sont plus bombées (*Anodonta*, *Cardium Norvegicum*, *Mactra*, *Pecten*, *Tapes*, *Venus*). Enfin, elle atteint et même

(1) Chez les *Dosinia exoleta* où les siphons et le pied sont minces, les mouvements de bascule des valves sont peu marqués. Chez *Mya truncata*, où l'adducteur postérieur est bien plus rapproché de la ligne cardinale que l'antérieur, ce dernier est à peine plus long (fig. X). Chez *Cardium Norvegicum*, la même disposition existe, mais les deux adducteurs ont la même longueur.

(2) D'après Anthony (**1905** *a*), les régions centrales, en contact avec les viscères, des muscles adducteurs d'*Avicula radiata* Desh., de *Chama brassica* Reeve, et d'*Etheria plumbea* Sow. sont concaves et très anfractueuses (persiliées).

dépasse 90 degrés lorsque les valves sont très bombées (*Cardium echinantum*, *Cardium edule*, *Isocardia cor*).

Dimensions. — Les muscles adducteurs jouent un rôle très important dans la vie des Acéphales, aussi leur développement est-il en général très grand par rapport à celui du reste du corps. Il en est ainsi chez les Limes, les *Pecten* où ils sont chargés d'assurer, par leurs contractions brusques, un déplacement rapide dans l'eau (fig. xx, xxi, xxii et xxiii). Il en est encore de même lorsque ces Mollusques sont fixés à des rochers

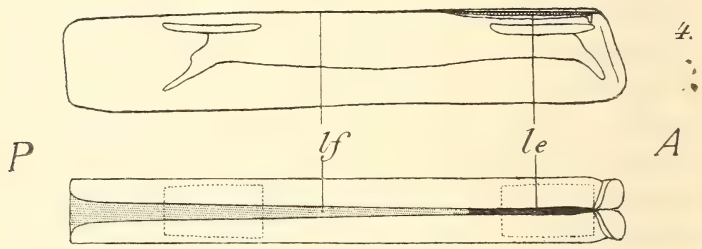


Fig. iv. *Solen vagina* Linn. (réduite de 1/3). — *A*, bord antérieur ; *P*, bord postérieur ; *le*, ligament élastique ; *l f*, ligament fibreux. En haut, face interne de la valve gauche avec les impressions musculaires ; en bas, les deux valves réunies vues par la partie dorsale, les muscles adducteurs sont limités par un pointillé.

battus par les vagues ou doivent rester longtemps fermés (*Ostrea* et surtout *Spondylus* ; fig. xvi et xix). Lorsque le pied ou les siphons jouent un rôle important dans la locomotion, les muscles adducteurs sont moins développés (Anodonta, fig. v ; *Cardium*, fig. vi ; *Isocardia*, fig. iii ; *Unio* et surtout *Pholas*, *Solen*, fig. xii et iv). Il en est de même lorsque le Mollusque est fixé par des muscles qui peuvent, par leur contraction, contribuer à la fermeture des valves (*Anomia*, fig. xvii). Les nombres suivants (tableau iii), calculés d'après des données de Coutance (**1878** a) font ressortir clairement ce qui vient d'être dit.

En général, l'adducteur postérieur est plus long et plus gros que l'adducteur antérieur. Chez les Anisomyaires, le muscle adducteur antérieur est très réduit et son rôle est à peu près

TABLEAU III

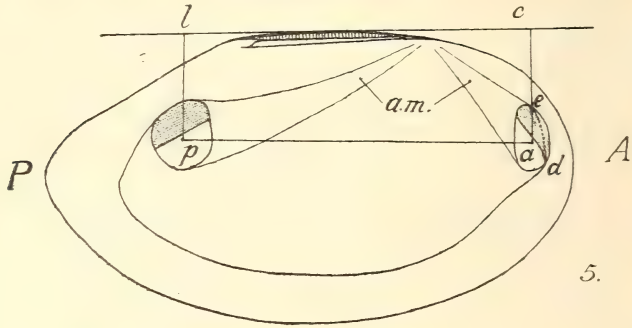
Nom du Mollusque	Rapport du poids des muscles adducteurs au poids total du Mollusque débarrassé de ses valves.
Mytilus edulis	$\frac{1}{66}$
Pectunculus pilosus	$\frac{1}{37,5}$
Venus verrucusa	$\frac{1}{10,7}$
Tapes decussatus	$\frac{1}{9,6}$
Ostrea edulis	$\frac{1}{5,2}$
Pecten maximus	$\frac{1}{3,3}$
Pecten varius	$\frac{1}{3,1}$

nul au point de vue physiologique (*Mytilus*, fig. XIII ; *Modiola*, *Dreyssensia*). Parfois cependant, les deux muscles adducteurs ont à peu près un égal développement (*Arca*, fig. I ; *Pectunculus*, fig. II ; *Lutraria*, fig. XI ; *Mactra*, fig. IX). Enfin le muscle adducteur antérieur peut être plus développé que le muscle adducteur postérieur (*Solen*, fig. IV et surtout *Mya*, *Pholas*, fig. X et XII) (1).

Insertions. — Les surfaces d'insertion des muscles adducteurs aux valves (*impressions musculaires*) sont parfois dessinées en creux plus ou moins marqué (*Gryphea*, *Lutraria*, *Ostrea*, *Unio*), le plus souvent elles sont à peine indiquées, mais l'état plus lisse ou parfois plus rugueux ou encore la présence de fines stries des valves en ces régions les rend tout de même bien visibles (*Anodonta*, *Mactra*, *Pecten*, *Pholas*, *Lima*, *Tapes*, *Solen*, *Venus*). Chez *Mytilus edulis*, ces surfaces se reconnaissent seulement à leur coloration plus foncée que celle du reste de la surface interne des valves. Chez certaines espèces de grande taille et âgées, les impressions des muscles adducteurs sont munies d'aspérités plus ou moins développées (Huître perlière,

(1) Ces longueurs plus ou moins grandes des muscles adducteurs sont liées à la production de mouvements de bascule des valves. Le muscle le plus long permettra des mouvements plus étendus du bord qui lui correspond, si toutefois la distance de son axe à la ligne cardinale est au plus égale à celle de l'autre adducteur à cette même ligne.

Pecten maximus). Parfois, les emplacements successifs occupés par les insertions des muscles adducteurs pendant la croissance de l'animal sont faiblement dessinées à la face interne des valves, on peut les désigner sous le nom d'*aires musculaires* (*Anodonta*,



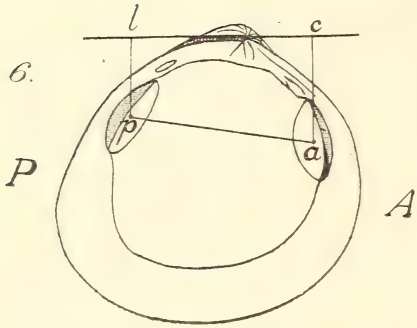


FIG. V et VI. *Anodonta Cygnea* Linn. et *Cardium Norvegicum* Speng. (réduites de 1/3). — Mêmes légendes que pour les figures précédentes. Dans la fig. V *a m*, aires musculaires ; *d e*, limite postérieure des fibres nacrées ayant la longueur des fibres situées en *d*. Dans la fig. VI, le petit triangle noir du muscle adducteur antérieur renferme des fibres nacrées plus longues que les fibres vitreuses les plus courtes.

Avicula, Placuna, fig. V, XV et XVIII ; *Cardium Norvegicum, Dosinia exoleta, Gryphea, Pectunculus, Lutraria, Unio*) ;

ORIENTATION. — Chez tous les Acéphales dont les deux valves sont symétriques, la direction des muscles adducteurs est exactement perpendiculaire au plan d'union de ces valves qui est le plan de symétrie du Mollusque. Il en résulte que ce plan coupe les muscles adducteurs suivant leur section droite médiane. D'après cela, on peut déterminer facilement la section droite des muscles adducteurs en projetant le contour de leur impression marqué à l'encre sur un plan de verre appliqué contre les bords de la valve correspondante (1). Chez l'Anomie, l'Huître,

(1) Voir Physiologie, article Force absolue, etc., p. 384.

la Placune, la direction du muscle adducteur est très sensiblement perpendiculaire à la valve plane ou au plan des bords de la valve concave. Chez le *Pecten maximus*, je dois signaler une disposition spéciale du muscle adducteur mise en évidence par COUTANCE (**1878** a). Ce muscle (fig. XXIII) est inséré assez obliquement sur la valve plane et la distance de cette insertion à la charnière est plus grande que s'il avait une direction perpendiculaire à cette valve. De la sorte, son bras de levier, lors d'un mouvement de fermeture de la valve plane est augmenté de

$$\frac{(x\,a'_1 + x\,b'_1) - (x\,e_1 + x\,d_1)}{2} = \frac{e_1\,a'_1 + d_1\,b'_1}{2}$$

Cette disposition est donc favorable à l'utilisation de sa force de contraction. Il faut cependant faire remarquer que, par suite de son obliquité sur la valve plane, une partie de sa force de contraction est perdue. Cette perte est d'ailleurs plus que compensée par l'augmentation du bras de levier.

CONSTITUTION. — Chez presque tous les Acéphales, les muscles adducteurs sont formés d'une partie *dure*, *opaque*, d'aspect *nacré* et d'une partie plus *tendre*, *translucide*, d'aspect *vitreux* (1). Chez quelques-uns d'entre eux, les muscles sont homogènes et d'aspect nacré ou vitreux. Ils sont nacrés chez *Mya truncata* (2). Ils sont vitreux chez les Lutraires, les Pholades, les *Solen* (3). Enfin, chez l'Anodonte, la différenciation en deux parties est assez peu marquée pour l'adducteur antérieur. Les parties nacrées et vitreuses sont en contact direct et limitées par des surfaces planes ou courbes régulières. Chez les *Pecten* et les Spondyles, elles sont séparées par du tissu conjonctif formant une sorte d'aponévrose autour de chacune d'elles.

(1) Chez *Mya arenaria*, il existe dans les deux muscles adducteurs de petites bordures externes un peu plus nacrées que le reste de ces muscles. Chez *Mya truncata*, l'adducteur postérieur paraît complètement nacré, tandis que l'antérieur a une petite bordure un peu plus nacrée que le reste. En tout cas, ces différenciations sont encore moins marquées que chez *Mytilus edulis* et ne correspondent pas à des différences sensibles de structure.

(2) Chez ces trois genres d'Acéphales et plus spécialement chez *Lutraria elliptica*, les muscles adducteurs ont un aspect et une consistance intermédiaires entre ceux des parties nacrée et vitreuse de l'Huître ou de la Moule.

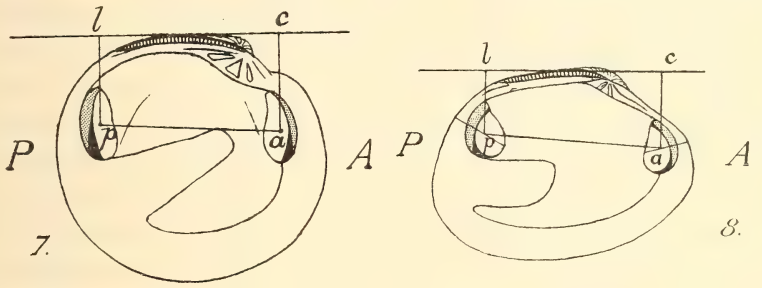
(3) La coloration de la partie tendre est rose saumon chez *Venus mercenaria* (ANTHONY) et chez *Dosinia exoleta*.

Chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont hétérogènes, les parties nacrées et vitreuses présentent un développement et une situation respectifs très variables. Chez les Dimyaires, la partie nacrée est toujours un peu moins développée par rapport à la partie vitreuse, dans le muscle adducteur antérieur, que dans le muscle adducteur postérieur. Cette disposition est particulièrement nette dans les genres *Anodonta*, *Cardium*, *Mactra*, *Tapes*, *Tellina*, *Unio*, *Venus*. Elle est moins marquée dans les genres *Arca*, *Dosinia*, *Pectunculus*, *Pinna*. Chez les Monomyaires, la partie nacrée est notablement moins développée que la partie vitreuse (*Anomia*, *Lima*, *Pecten*) ou bien elle présente un développement presque égal (*Gryphea*, *Ostrea*, *Placuna*, *Spondylus*). Dans tous les cas, j'ai pu constater en général que le développement plus ou moins grand de la partie nacrée par rapport à celui de la partie vitreuse est lié à la plus ou moins grande valeur de l'élasticité du ligament d'union des valves (1). Chez les Anodontes, les Huîtres et les *Unio*, j'ai pu constater des variations individuelles dans le développement relatif des deux parties des muscles adducteurs qui tenaient précisément à des valeurs différentes de la résistance élastique du ligament. Cette disposition anatomique est logique, car, ainsi qu'on le verra plus loin dans la partie physiologique de ce travail, j'ai établi que la fermeture soutenue des valves est réalisée uniquement par la contraction des parties nacrées des muscles adducteurs.

Disposition des parties nacrée et vitreuse. — Ainsi qu'Anthony (**1904** a) l'a constaté, les parties vitreuses des muscles adducteurs sont toujours orientés vers les viscères du Mollusque, tandis que les parties nacrées sont orientées vers sa phériphérie. Autrement dit, les premières sont *centrales* et les

(1) Je ne connais que deux genres faisant exception à cette règle, les genres *Mactra* et *Solen*. Chez le premier, les parties nacrées sont rudimentaires, et chez le second elles n'existent pas. Cette anomalie peut, je crois, s'expliquer par ce fait que ces deux genres vivent enfouis dans le sable et n'ont que rarement l'occasion de fermer leurs valves pour se soustraire à leurs ennemis. Bien plus, la forte élasticité de leur ligament lutte efficacement contre la pression du sable qui tendrait à maintenir les valves constamment fermées.

secondes *périphériques*. Mais, au point de vue de l'action des muscles adducteurs, il est plus intéressant de comparer les bras de levier des parties nacrées et vitreuses, c'est-à-dire les distances de leurs axes à la ligne cardinale, charnière du mouvement des valves. Le bras de levier des parties nacrées est notablement plus grand que celui des parties vitreuses dans les genres *Avicula*, *Gryphea*, *Lima*, *Ostrea*, *Pecten* et surtout



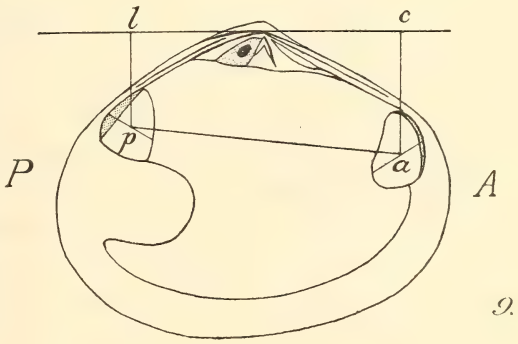


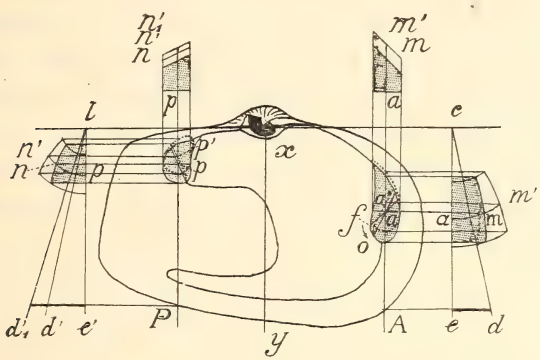
Fig. VII, VIII et IX. *Dosinia exoleta* Linn., *Tapes decussatus* Linn. et *Mactra glauca* Born (réduites de 1/3). — Mêmes légendes que pour les fig. I et II. Dans les fig. 7 et 8, les petits triangles en noir des muscles adducteurs renferment des fibres nacrées plus longues que les fibres vitreuses les plus courtes. Dans les fig. 8 et 9, les lignes de plus grande pente des surfaces d'insertion des muscles adducteurs ont été tracées.

Spondylus. Il est à peine plus grand dans les genres *Anomia*, *Arca*, *Mytilus*, *Pectunculus*, *Placuna*. Il devient à peu près égal dans les genres *Cardium*, *Dosinia*, *Isocardia*, *Tapes*. Enfin, il est un peu petit dans les genres *Anodonta*, *Mactra*, *Unio* et surtout *Pinna*. Il résulte de ces dispositions qu'en général le bras de levier des parties nacrées est plus grand que celui des parties vitreuses, ce qui favorise la puissance des premières pour maintenir la fermeture des valves et la vitesse de fermeture de ces valves pour les secondes.

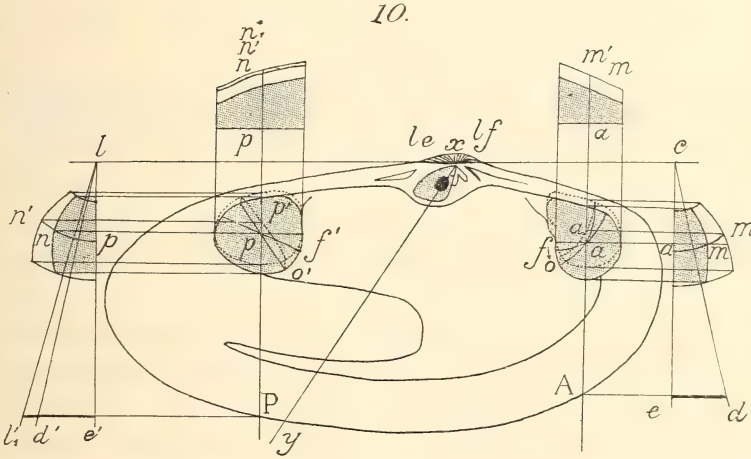
Au sujet de la longueur relative des parties nacrées et vitreuses des muscles adducteurs, ANTHONY (**1904** a) a établi que les génératrices de la surface cylindroïde d'un muscle adducteur ont une longueur plus grande du côté de l'animal (côté central) et une longueur plus petite du côté opposé (côté périphérique). Il a constaté que la surface de séparation de la partie nacrée et de la partie vitreuse délimite à peu près exactement les génératrices du cylindre en deux groupes, les unes plus courtes, périphériques, correspondant à la partie nacrée, les autres plus longues, centrales, correspondant à la partie vitreuse. Il en résulte, dit-il, étant donné que les fibres constitutives sont parallèles aux génératrices du cylindre, que *la portion nacrée est d'une façon générale plus courte que la portion vitreuse* et comme ces parties sont à peu près à la même distance de la ligne cardinale (1), lors du mouvement des valves, les parties nacrées exécutent des raccourcissements ou des allongements proportionnellement plus grands que les parties vitreuses. Autrement dit, les parties nacrées ont un coefficient de raccourcissement plus grand que les parties vitreuses et c'est, dit-il, la valeur des coefficients de raccourcissement des fibres nacrées et vitreuses qui détermine leur répartition dans les muscles adducteurs suivant la forme de leurs surfaces d'insertion. Partant de ce principe, et connaissant la forme des régions des valves où s'insèrent les muscles adducteurs, il en déduit théoriquement la forme de la surface qui est précisément réalisée dans la nature. Pour des surfaces d'insertion à peu près planes, la surface de séparation doit être un plan, c'est-à-dire que sa section par le plan de symétrie de l'Acéphale est une droite (adducteur postérieur d'*Anodonta Cygnea* de *Mytilus edulis*). Pour des surfaces d'insertion concaves, cette surface de séparation est cylindroïde, c'est-à-dire que sa section droite est un arc d'ellipse dont la concavité est orientée vers le muscle vitreux (cas général). Enfin, pour des surfaces d'insertion convexes, la surface de séparation est également cylindroïde, mais

(1) Voir plus haut, alinéa précédent.

sa concavité est orientée vers le muscle nacré (*Anomia, Placuna*). Consulter le mémoire d'ANTHONY (**1904** a), p. 185, fig. 12.



10.



11.

FIG. X et XI. *Mya truncata* Linn. et *Lutraria elliptica* Lmck (réduites de 1/3). Ces figures sont destinées à montrer les mouvements de bascule des valves. — *le*, ligne cardinale ; *xy*, ligne idéale autour de laquelle s'exécutent les mouvements de bascule ; *a* et *p*, axes des muscles adducteurs antérieur et postérieur ; *f*, *o*, *f'*, *o'*, lignes de plus grande pente de la surface libre des muscles adducteurs correspondant à la fermeture et à une ouverture des valves d'un angle égal à *ecd*. Les sections des demi-muscles adducteurs par un plan parallèle à la ligne cardinale et par un plan perpendiculaire à cette ligne sont représentées en dehors de la figure. *m*, *m'*, *n*, *n'*, positions du centre des surfaces d'insertion des muscles adducteurs dans un mouvement d'ouverture des valves régulier d'un angle égal à *ecd*.; *n'*, position de ce centre dans le cas d'un mouvement de bascule produit par un allongement des fibres de l'adducteur postérieur proportionnel à leur longueur ; *e' l d'*$_1$, angle d'ouverture du bord postérieur de la valve gauche ; *ed*, *e'd'*$_1$, ouvertures des points *A* et *P* dans le cas d'un mouvement de bascule.

J'ai tenu à vérifier avec soin les conclusions d'Anthony. Certes, elles sont très ingénieuses et paraissent complètement exactes à un examen superficiel ; mais, en y regardant de plus près, on voit qu'il n'en est rien, spécialement chez les Anisomyaires et les Monomyaires. Tout d'abord, faisons remarquer qu'il convient de faire les mensurations sur les muscles adducteurs dans l'état correspondant à la fermeture des valves, car en relâchement, les fibres nacrées les plus ventrales (les plus éloignées de la charnière) peuvent devenir plus longues que les

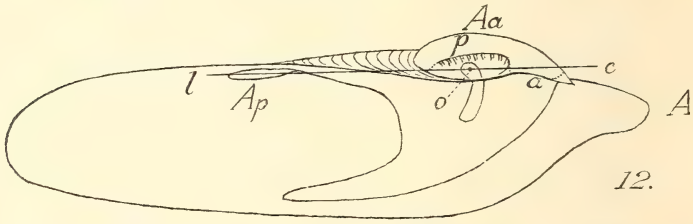


Fig. xii. *Pholas dactylus* Linn. (réduite de 1/3). — *Aa*, adducteur antérieur ; *Ap*, adducteur postérieur ; *o*, tubercule de contact des deux valves ; *a*, fibres de la région antérieure du muscle adducteur antérieur pouvant contribuer à la fermeture des valves ; *p*, fibres de la région postérieure du même muscle produisant l'ouverture des valves.

fibres vitreuses les plus dorsales (les plus rapprochées de la charnière). Ces mensurations peuvent être faites par deux méthodes :

1° On peut fixer les muscles adducteurs dans leur forme, les valves étant coaptées, à l'aide d'une solution étendue de formol, après avoir pratiqué une ouverture dans ces valves. On détache ensuite ceux-ci de leurs insertions par l'action d'un acide étendu qui dissout le calcaire et il est alors facile de mesurer la longueur des fibres des différentes régions des muscles adducteurs à l'aide d'un compas à pointes sèches.

2° On peut encore exécuter un moule interne en plâtre des valves coaptées du Mollusque, puis y imprimer à l'encre grasse les insertions des deux parties des muscles adducteurs si celles-ci ne sont pas assez nettement marquées sur le moule. Ce second procédé est susceptible d'une plus grande précision que le premier, car alors l'orientation exacte des muscles adducteurs est obtenue.

A l'aide de ces méthodes, j'ai constaté que si d'une façon générale les fibres nacrées sont plus courtes que les fibres vitreuses, il existe toujours une certaine quantité de fibres nacrées plus longues que les fibres vitreuses les plus courtes. Or, cela ne devrait pas être si l'hypothèse d'ANTHONY était complètement exacte, d'autant plus que rien ne s'oppose à ce que la répartition des fibres nacrées et vitreuses dans les muscles adducteurs puisse être telle que ces conditions soient réalisées.

Chez *Mactra glauca*, (fig. IX), l'hypothèse d'ANTHONY est à peu près exactement réalisée, mais il est bon de faire remarquer que chez cet Acéphale les parties nacrées des muscles adducteurs sont très peu développées.

Chez *Anodonta Cygnea* (fig. V), le muscle adducteur postérieur est constitué comme le demande l'hypothèse d'ANTHONY. Mais il n'en est pas de même pour l'adducteur antérieur. Chez les types où ce muscle est nettement différencié à deux parties, j'ai constaté que la partie nacrée renferme des fibres dans la région *d a e* plus longues que les fibres vitreuses situées en *d*. Avec l'hypothèse d'ANTHONY, la limite de la partie nacrée et de la partie vitreuse devrait être soit la ligne pointillée *d e*, soit une parallèle. Je n'attache pas une grande importance à ce fait, car souvent, ainsi que je l'ai déjà dit, le muscle adducteur antérieur de l'Anodonte n'est pas nettement divisé en une partie nacrée et une partie vitreuse.

Chez *Cardium Norvegicum* (fig. VI) le muscle adducteur postérieur est constitué comme le veut l'hypothèse d'ANTHONY, mais l'adducteur antérieur présente un développement un peu plus grand vers la partie ventrale que celui qu'il devrait avoir (en plus le petit triangle figuré en noir).

Chez *Tapes decussatus* (fig. VIII), la disposition signalée pour le muscle adducteur antérieur de *Cardium Norvegicum* existe dans les deux muscles adducteurs et elle est un peu plus marquée. Enfin, chez *Dosinia exoleta* (fig. VII), cette disposition est encore plus marquée.

Chez *Mytilus edulis* (fig. XIII), les surfaces d'insertion sont à

peu près planes et la surface de séparation des parties nacrées et vitreuses est un plan. Mais, la ligne de plus grande pente *p p'* de la surface d'insertion ne coïncide pas avec le plan de symétrie du muscle qui passe par *s s'* de sorte qu'en *e* les fibres nacrées sont plus longues que les fibres vitreuses situées en *i*. Si le principe posé par ANTHONY était complètement exact, le plan de séparation des parties nacrées et vitreuses devrait passer par la ligne *e' i'* perpendiculaire à *pp'* et non par la ligne *e i*.

Chez *Pinna rudis* (fig. XIV), les surfaces d'insertion de l'adducteur postérieur sont sensiblement planes également. Or, la surface de séparation est concavo-convexe et les fibres vitreuses des zones *z*, limitées par le plan passant par la ligne pointillée *a b*, sont plus courtes ou au plus égales aux fibres nacrées de la région *q*. La coupe du muscle adducteur suivant la ligne *m n* en rend compte. Suivant l'hypothèse d'ANTHONY, il faudrait que la surface de séparation des deux parties du muscle adducteur soit un plan parallèle à la ligne *a b*, disposition qui est réalisée pour le muscle adducteur antérieur. Chez *Anomia ephippium* et Placuna (fig. XVII et XVIII), les surfaces d'insertion planes et à peine concaves ne peuvent expliquer la forme de la surface de séparation des parties nacrées et vitreuses dont les fibres ont à peu près exactement la même longueur.

Chez *Ostrea edulis* (fig. XVI), les fibres nacrées situées en *a* sont plus longues ou tout au moins égales aux fibres vitreuses de la zone *z* limitée par la ligne pointillée *a c*. Si l'hypothèse d'ANTHONY était complètement exacte, la surface de séparation devrait passer par une parallèle à la ligne *a e* et plus éloignée de la charnière.

Enfin chez les Limes, les *Pecten*, les Spondyles, la même objection subsiste. Chez *Pecten maximus* (fig. XXIII), les fibres vitreuses de la zone *z*, limitée par une surface passant par la ligne pointillée *p f*, sont plus courtes ou au plus égales aux fibres nacrées situées en *p*. Si l'hypothèse d'ANTHONY était complètement exacte, la surface de séparation des deux parties du muscle

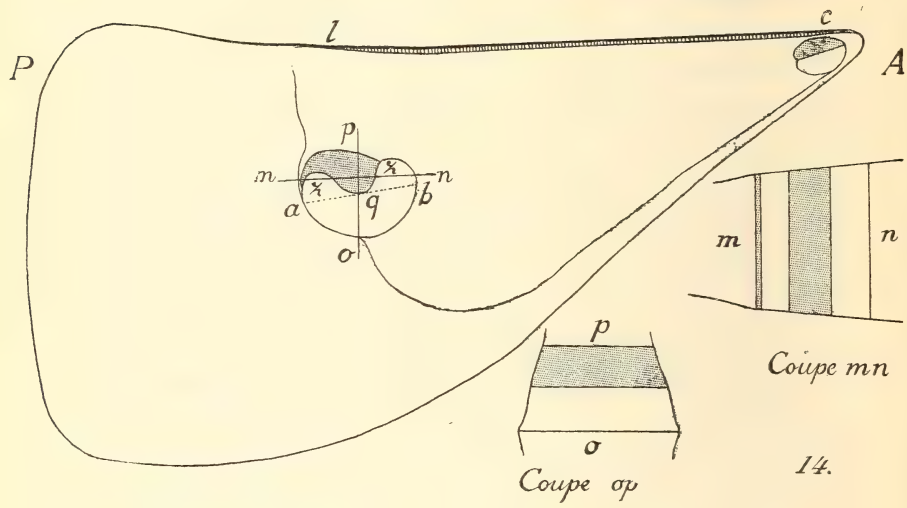
adducteur passerait par une parallèle à la ligne *p f* plus éloignée de la ligne médiane *x y*.

En somme, nous voyons que, chez les Dimyaires, l'hypothèse d'ANTHONY est exacte, avec cette petite restriction que souvent, la partie nacrée est un peu plus développée vers la partie ventrale qu'elle ne devrait l'être théoriquement. Dans cette région, les fibres nacrées sont un peu plus longues que les fibres les plus courtes de la partie vitreuse. Chez les Anisomyaires, cette hypothèse n'est pas vérifiée (surtout chez *Pinna rudis*), et il en est de même chez les Monomyaires. Partant de la connaissance de la fonction des parties nacrées des muscles adducteurs, nous allons rechercher si leur disposition dans ces muscles n'est pas précisément telle que leur fonction puisse s'exercer dans les meilleures conditions possibles. Or, nous verrons plus loin que les parties nacrées des muscles adducteurs sont chargées de lutter, par leur force de contraction (élasticité et tonicité), contre l'élasticité du ligament d'union des valves pendant tout le temps que celles-ci ne bâillent pas complètement. Par conséquent, nous n'avons qu'à chercher dans quelles conditions cette action s'exercera avec le plus d'efficacité.

L'action des parties nacrées sera favorisée, non seulement *par une longueur des fibres la plus petite possible*, ce qui augmentera leur coefficient d'allongement ou de raccourcissement comme l'avait vu ANTHONY (fig. XXIV), mais encore *par un bras de levier le plus grand possible*. De plus, chez les Monomyaires, *la partie nacrée devra être alignée le plus possible avec la direction du ligament élastique*. Nous allons voir comment ces conditions sont réalisées chez les différents types d'Acéphales.

Chez les Dimyaires où le bras de levier des parties nacrées est un peu plus grand que celui des parties vitreuses, les premières sont un peu plus développées vers la partie ventrale, ce qui augmente un peu la longueur des fibres nacrées de ces régions (*Arca*, *Pectunculus*). Chez *Dosinia exoleta*, *Tapes decussatus*, *Cardium Norvegicum*, la même disposition existe, bien que les bras de levier des parties nacrées et vitreuses soient à peu près

égaux. Chez les Dimyaires où au contraire le bras de levier des parties nacrées est un peu plus petit que celui des parties vitreuses, les premières sont peu développées vers la partie ventrale et sont toutes plus courtes que les plus courtes fibres



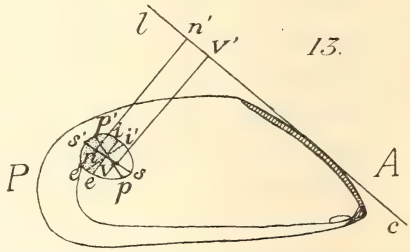
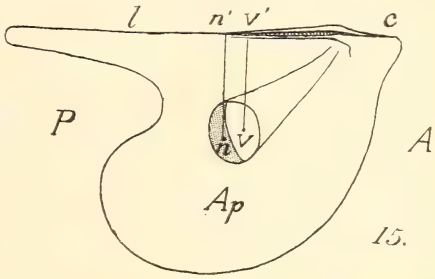


Fig. XIII et XIV. *Mytilus edulis* Linn. et *Pinna rudis* Linn. (réduites de 1/3). — Mêmes légendes générales que pour les fig. I et II. Fig. 13 : *ei*, ligne de séparation des parties nacrée et vitreuse ; *e'i'*, ligne idéale divisant le muscle adducteur en fibres plus longues vers *s* et plus courtes vers *s'* ; *pp'*, ligne de plus grande pente de la surface d'insertion du muscle adducteur ; *ss'*, ligne par laquelle passe le plan de symétrie divisant chaque partie du muscle en deux portions de section égale ; *nn'*, bras de levier de la partie nacrée du muscle adducteur ; *vv'*, bras de levier de sa partie vitreuse. — Fig. 14 : *ab*, ligne limitant des zones *z* dans la partie vitreuse où les fibres ont une longueur inférieure ou au plus égale aux fibres nacrées situées en *q*.

vitreuses (*Anodonta*, *Mactra*, *Unio*). Donc, chez les Dimyaires, les deux conditions du meilleur fonctionnement des parties nacrées des muscles adducteurs sont en opposition, mais c'est la condition du minimum de longueur des fibres nacrées qui est surtout satisfaite et détermine leur position dans les muscles adducteurs.

Chez *Mytilus edulis* (fig. XIII), le bras de levier de la partie nacrée du muscle adducteur postérieur est un peu plus grand que celui de la partie vitreuse, mais les fibres nacrées de la région ventrale *e e'* sont plus longues que les fibres vitreuses de la région dorsale *i i'*. Si la ligne de séparation des deux parties du muscle adducteur était *e' i'* au lieu d'être *e i*, les fibres nacrées seraient toutes plus courtes que les fibres vitreuses, mais le bras de levier de la partie nacrée serait un peu diminué. Donc ici encore, c'est la satisfaction simultanée des deux conditions du meilleur fonctionnement de la partie nacrée du muscle adducteur postérieur qui détermine sa position par rapport à la partie vitreuse.



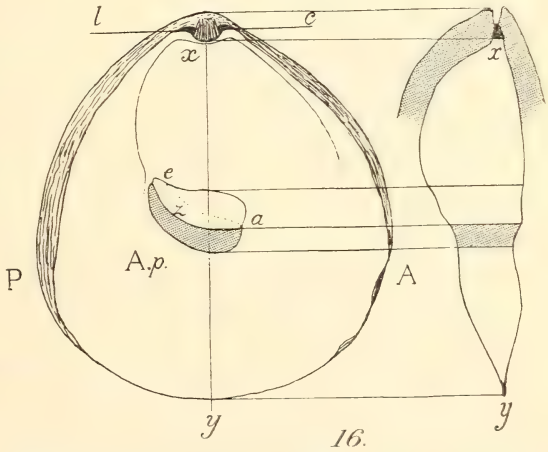


FIG. XV et XVI. *Avicula Tarentina* Lamk. et *Ostrea edulis* Linn. (réduites de 1/3). — Mêmes légendes que pour les figures précédentes. FIG. 15 : *nn'* et *vv'*, bras de levier des parties nacrée et vitreuse du muscle adducteur postérieur *Ap*. FIG. 16 : *ae*, ligne limitant une zone *z* de la partie vitreuse du muscle adducteur postérieur où les fibres sont plus courtes ou au plus égales aux fibres nacrées situées en *a* ; *xy*, direction de la partie élastique du ligament d'union des valves.

Chez *Pinna rudis* (fig. XIV), les mêmes causes peuvent être invoquées pour expliquer la disposition de l'adducteur postérieur. En effet, la partie nacrée a, de par sa position, un bras de levier aussi grand que possible avec une longueur de fibres aussi petite que possible, bien que celles de la région *q* soient à peine plus longues que

celles des régions *z* de la partie vitreuse. Si, par exemple, la ligne de séparation était une droite voisine de *m n*, les fibres nacrées seraient toutes plus courtes que les fibres vitreuses les plus courtes, mais le bras de levier de ces fibres serait diminué sensiblement. Notons d'ailleurs que suivant une direction perpendiculaire à la charnière, les fibres nacrées sont toutes plus courtes que les fibres vitreuses, ainsi que le montre la coupe *o p*. Ce dernier fait peut d'ailleurs être constaté chez tous les Acéphales.

Chez les Monomyaires, pour expliquer la disposition de l'adducteur postérieur, il faut faire intervenir, outre les deux

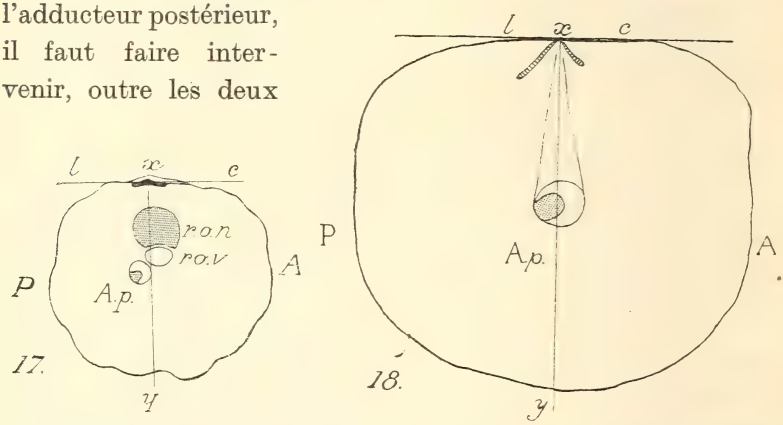


Fig. xvii et xviii. *Anomia ephippium* Lin. et *Placuna sella* Gmelin (réduites de 1/3). — Mêmes légendes que pour la fig. xvi. Fig. 17 : *r.o.n.* et *r.o.v.*, parties nacrées et vitreuses du muscle rétracteur de l'ossicule ; *Ap*, adducteur postérieur.

conditions dont on vient de parler, son alignement aussi parfait que possible avec la direction du ligament élastique. Quand le muscle a une position excentrique, le ligament est disposé plus ou moins obliquement par rapport à la direction de la charnière, pour s'aligner le plus possible avec l'axe du muscle adducteur, ainsi que l'avait déjà observé Anthony (*Pecten*, fig. xxii et xxiii et surtout Limes, fig. xx et xxi).

Chez les Limes (fig. xx et xxi) où le muscle adducteur est très excentrique, le ligament élastique est très oblique et sa direction rencontre le muscle adducteur. Sa partie nacrée est plus développée dans la région ventrale, ce qui augmente un peu

la longueur de ses fibres, mais augmente aussi son bras de levier.

Chez *Pecten varius* (fig. XXII), où le muscle adducteur devient

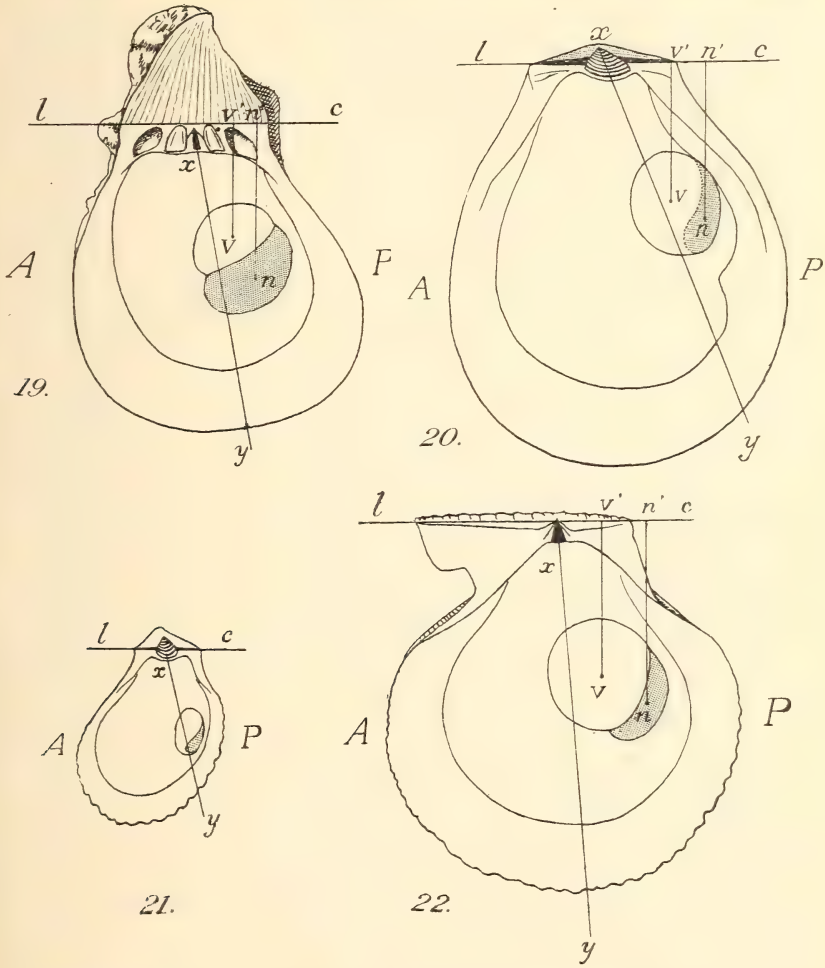


FIG. XIX, XX, XXI et XXII. *Spondylus gœderopus* Linn., *Lima scabra* Born, *Lima squamosa* Lamk., et *Pecten varius* (*Chlamys varia*) Linn. (réduites de 1/3). — Mêmes légendes que pour les figures précédentes. *nn'* et *vv'*, bras de levier des parties nacrées et vitreuses du muscle adducteur postérieur ; *xy*, direction de la partie élastique du ligament d'union des valves.

plus central, le ligament devient aussi moins oblique et la partie nacrée est un peu plus développée dans la région ventrale, ce qui augmente un peu la longueur de ses fibres, mais augmente

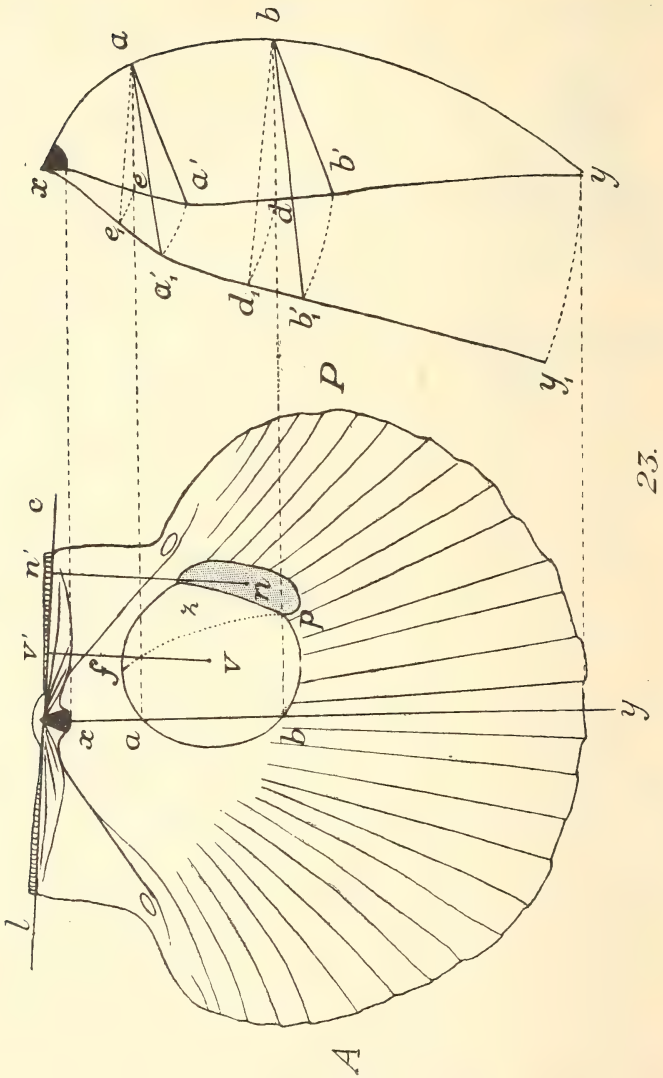


FIG. XXIII. *Pecten maximus* Lmk. (réduite de 1/3). — Mêmes légendes que pour les figures précédentes. *pf*, ligne délimitant dans la partie vitreuse du muscle adducteur une zone *z* où les fibres sont plus courtes ou au plus égales aux fibres nacrées situées en *p*. A droite est une coupe des valves passant par la direction de la partie élastique du ligament *xy* dans les positions de fermeture et d'ouverture des valves pour montrer l'insertion oblique du muscle adducteur sur la valve plane. On a indiqué les modifications de forme du muscle adducteur pour une ouverture donnée des valves, pris dans sa position réelle *ab a'b'* et en le supposant inséré perpendiculairement au plan de la valve plane (position *abed*).

aussi son bras de levier. Chez *Pecten maximus* (fig. XXIII), le muscle adducteur est encore plus central et le ligament devient presque perpendiculaire à la direction de la charnière. Sa partie nacrée est encore un peu plus développée dans la région ventrale que dans la région dorsale.

Chez l'Huître (fig. XVI), le muscle adducteur postérieur est presque central et le ligament presque perpendiculaire à la charnière. L'axe de la partie nacrée est presque aligné dans sa direction et celle-ci est disposée presque complètement dans la région ventrale, ce qui augmente son bras de levier. Mais, pour que la longueur de ses fibres ne soit pas trop augmentée par suite de cette position, les valves sont bombées dans la région de son insertion ainsi que le montre la coupe *x y*. Chez les Anomies (fig. XVII) et surtout les Placunes (fig. XVIII), le muscle adducteur est à peu près central, le bras de levier de la partie nacrée est à peine plus grand que celui de la partie vitreuse. Mais, je ne saurais dire pourquoi la partie nacrée a une section arrondie et n'est pas en croissant comme dans les autres cas, les deux surfaces d'insertion du muscle adducteur étant à peu près planes et parallèles chez les Anomies fixées sur une valve plane et chez les Placunes, d'autant plus que cette disposition persiste chez les Anomies fixées sur les valves cannelées de Pecten maximus et qu'alors ces surfaces prennent cette forme.

Avant de terminer cette étude anatomique je ferai encore les deux remarques suivantes : 1° Chez *Pholas dactylus* (fig. XII), où il n'existe pas de ligament, l'ouverture des valves est réalisée par la partie la plus dorsale *p* du muscle adducteur antérieur. D'ailleurs, la fermeture des valves n'est que très faiblement assurée par les muscles adducteurs, car ils n'ont qu'un bras de levier extrêmement court par rapport à la ligne cardinale. Cette fermeture est principalement réalisée par les lobes antérieurs du manteau soudés entre eux entre les orifices de sortie du pied et des siphons. Si l'on vient à sectionner cette partie, les valves bâillent tant qu'on n'excite pas le manteau du Mollusque. Le rôle le plus important des muscles adducteurs consiste à déter-

miner des ouvertures alternatives des bords des valves, pour la sortie du pied et des siphons (mouvements de bascule).

2° Chez tous les Acéphales, non seulement le coefficient de raccourcissement des parties nacrée et vitreuse des muscles adducteurs prises dans leur ensemble est différent (plus grand pour les parties nacrées), mais encore dans toute partie nacrée

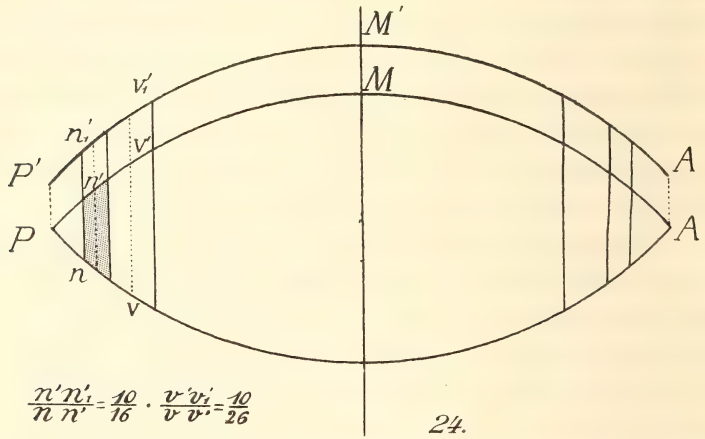


Fig. xxiv. Coupe théorique d'un Acéphale Dimyaire isomyaire, faite parallèlement à la ligne cardinale et passant par les muscles adducteurs. Cette coupe montre que les parties nacrée et vitreuse d'un muscle adducteur ont des coefficients d'allongement ou de raccourcissement différents $\frac{10}{16}$ et $\frac{10}{26}$. Elle montre aussi que pour la partie nacrée ou la partie vitreuse les coefficients des fibres les plus courtes et les plus longues sont également différents (celui des fibres les plus courtes est plus grand que celui des fibres les plus longues).

ou vitreuse, le coefficient de raccourcissement décroît régulièrement des parties les plus courtes vers les parties les plus longues (fig. xxiv). Pour que ce coefficient soit constant, il faudrait en effet que les muscles adducteurs soient terminés par des faces parallèles et l'on sait qu'il n'en est pas ainsi en réalité. Je n'ai pu encore trouver, dans la structure des muscles adducteurs, l'explication de cette variation du coefficient de raccourcissement.

II. — Histologie

CHAPITRE I

HISTORIQUE

La structure des muscles des Mollusques en général et en particulier celle des muscles adducteurs des Acéphales, a déjà été étudiée par un grand nombre d'auteurs, mais d'une façon très incomplète. H. Fol, au début d'une note sur la musculature des Mollusques (**1888** *a*) a admirablement traduit ce fait par les quelques mots suivants : « Dans le champ si mal exploré de l'histologie des Invertébrés, il y a peu de points aussi obscurs que la structure des muscles dans le grand embranchement des Mollusques. Les données les plus contradictoires ont cours sans que personne se soit imposé la tâche de les vérifier par un travail d'ensemble. » En effet, certains auteurs ont opéré par des méthodes simples, telles que l'examen direct de parties dilacérées ou isolées par la solution concentrée de potasse caustique, ce qui a permis de décrire parfois la nature des éléments constitutifs de ces muscles, mais ne pouvait faire connaître leur fine structure. Il en est résulté, comme le dit Wackwitz (**1891**), que bon nombre d'entre eux crurent qu'on avait affaire, chez tous les Mollusques, à des éléments analogues ou présentant seulement des différences sans importance. Boll (**1869** *a*) constate en effet que des recherches faites jusqu'à cette époque, il résulte qu'il n'existe pas de différences essentielles dans la structure des fibres musculaires des différentes classes de Mollusques et son propre travail vient précisément le confirmer. D'autres, s'ils ont employé des méthodes un peu plus perfectionnées, n'ont examiné qu'un trop petit nombre d'espèces pour pouvoir en tirer des conclusions générales et définitives. La conséquence de ces recherches incomplètes fut que des structures différentes, s'appliquant seulement en réalité à quelques Mollusques ont été attribuées à des groupes étendus de ces animaux.

Une autre cause enfin pour laquelle certains auteurs sont arrivés à des résultats différents pour les mêmes muscles et par les mêmes méthodes techniques, est qu'ils n'ont pas tenu compte de l'état dans lequel avaient été pris ces muscles (rétraction complète après section sur l'animal vivant, distension complète sur l'animal mort, sous l'action de l'élasticité du ligament ou enfin état intermédiaire). L'exposé qui suit donnera des exemples où ces différentes causes ont amené des erreurs.

Lebert (**1850**) consacre seulement quelques lignes aux muscles adducteurs des Acéphales. D'après lui, ces muscles sont d'un blanc mat parfois plus luisant, ressemblant ainsi plus au tissu tendineux qu'au tissu musculaire. Ils sont formés de fibres rectilignes, groupées en faisceaux paraissant presque homogènes et dépourvues en tout cas de toute striation transversale. Dans le muscle adducteur du *Pecten maximus*, il a observé cependant de véritables stries transversales, ainsi que l'avait fait autrefois Wagener (**1847**) pour le muscle du pied du même animal.

Margó (**1860**) observa dans le muscle adducteur de l'Anodonte, outre des fibres lisses, des faisceaux d'autres fibres paraissant striées obliquement. Cette striation, d'après l'auteur, a la même origine que celle des fibres des Insectes et des Vertébrés. Elle est due à la présence, dans une substance homogène, de petites granulations biréfringentes (*sarcous elements*) insolubles dans l'éther, et régulièrement disposées en rangées transversales plus ou moins obliques par rapport à l'axe de la fibre. Il a également observé la même structure dans la substance corticale de certaines fibres musculaires des Céphalopodes.

Weissmann (**1862**) constate seulement la nature cellulaire des fibres musculaires des muscles adducteurs et ne signale aucune différenciation de la substance contractile. Toutefois, il indique inexactement la place du noyau qui, au lieu d'avoir comme il l'affirme une position axiale, est situé sous le sarcolemme où il forme une saillie assez notable.

Wagener (**1863**) a fait des observations importantes sur l'existence et la disposition des fibrilles dans les fibres musculaires des Invertébrés, à l'aide de coupes transversales de muscles desséchés, traitées par l'acide acétique. Il n'a pas observé de noyau dans les fibres des muscles adducteurs de l'Anodonte et de la Lime (1).

Chez l'Anodonte, les fibrilles ne lui parurent pas homogènes, mais présenter de fines ponctuations. Chez la Lime, les fibres, de grosseur variable, lui semblèrent présenter une double striation oblique propre, ne traversant pas complètement la largeur de la fibre, qui a été reconnue plus tard par Fol (**1888** *e*) et désignée par lui sous le nom de « *striation en chevrons* ».

On peut voir la contradiction existant entre les conclusions de ces trois derniers auteurs. Lebert, Weismann croyant les fibres homogènes ; Margó y voyant des particules biréfringentes alignées en séries transversales obliques dans une substance homogène monoréfringente et enfin Wagener y voyant des fibrilles disposées dans une substance homogène moins réfringente.

Schwalbe (**1869** *b*) fut le premier auteur qui fit des recherches vraiment sérieuses sur la structure des muscles adducteurs de quelques Lamellibranches (*Ostrea edulis*, *Mytilus edulis*, *Solen vagina*) et dont les observations ont été parfaitement exactes. Il est cependant juste d'ajouter qu'il n'a pas su les interpréter convenablement et que sur la *double striation oblique* des fibres, il n'a fait en somme que revenir à l'explication de Margó, après avoir entrevu le trajet héliçoïdal de fibrilles homogènes (2). Je crois utile de donner ici quelques détails sur la partie du travail de Schwalbe se rapportant tout spéciale-

(1) Noyau sous-sarcolemmique probablement détaché lors de la dissociation.

(2) Schwalbe s'est, en effet, exprimé ainsi (p. 211 et 212) à propos de la substance contractile des cellules musculaires isolées de l'*Ophiotrix* : « Lors d'une étude exacte des fibres, on remarque bientôt les systèmes de lignes qui ne s'étendent pas transversalement, autour de la fibre musculaire, ou dans le sens de la longueur en représentant ainsi une striation transversale ou longitudinale, mais qui s'étendent bien plutôt obliquement d'un côté de la fibre à l'autre. *Le phénomène a l'apparence de deux systèmes de fibrilles héliçoïdales se croisant autour du cylindre musculaire* ». Chez, les Hirudinées, il a observé également que les feuillets musculaires de l'écorce contractile ne courent pas parallèlement à l'axe de la fibre, mais autour de l'axe de la fibre en une hélice à tours serrés. Malheureusement, il n'en arriva pas à rapprocher cette observation de la double striation oblique.

ment aux muscles adducteurs. Cet auteur remarque d'abord que chez l'Huître, le muscle adducteur est formé de deux parties, l'une d'aspect gris jaunâtre transparent et l'autre d'aspect blanc nacré (1). Il reconnaît à ces deux parties une structure très différente (2) et constate que les auteurs n'ont pas mentionné la partie ayant servi d'objet de recherches, ce qui n'aurait pas dû être oublié (3).

Voici un résumé des conclusions de SCHWALBE :

1° La partie ligamenteuse de l'Huître, blanc nacré, est formée, à l'état frais, de fibres cylindriques (diamètre : 21 à 33μ) d'un aspect légèrement strié et à extrémités décomposées en fibrilles. Il n'y existe pas de substance médullaire et le noyau est situé à la périphérie de la fibre, sous le sarcolemme.

2° La partie musculaire proprement dite est formée de fibres d'un diamètre plus faible (6 à 9 μ) effilées à leurs extrémités, parfois ramifiées, dépourvues de substance médullaire et présentant également un noyau sous-sarcolemmique. Ces fibres offrent l'apparence d'une double striation oblique (4).

(1) Depuis longtemps déjà, cette particularité avait été observée par les zoologistes chez la plupart des Lamellibranches [Voy. BRONN (**1862**), p. 360]. Ils considéraient la partie blanc nacré comme ligamenteuse et chargée d'opposer une limite fixe au degré de l'ouverture de la coquille provoquée par l'élasticité du ligament de la charnière, tandis que l'autre partie était destinée à la fermer par sa contraction et à permettre son ouverture par son relâchement.

(2) Observation faite sur des fibres dissociées dans l'eau faiblement salée ou dans les solutions étendues soit d'acide chromique, soit de bichromate de potassium.

(3) C'est pour avoir négligé cette précaution que FOL est d'abord arrivé à des conclusions différentes de celles de BLANCHARD à propos de la structure du muscle adducteur du *Pecten maximus*. (Voy. plus loin.)

(4) Je donne ici un résumé de la description qu'a faite SCHWALBE de cette double striation oblique : « Observées suivant la longueur, ces fibres montrent deux systèmes de lignes parallèles et également obliques par rapport au grand axe de ces fibres. Par leurs intersections, ces deux systèmes de lignes claires limitent des champs rhomboïdaux sombres. Ces champs rhomboïdaux sont groupés en deux systèmes de rangées obliques comprenant 7 à 12 éléments, c'est pourquoi, dit-il, « on peut considérer une telle fibre musculaire comme doublement striée ». Suivant la direction longitudinale de la fibre, dit-il encore, « ces mêmes champs se touchent par leurs sommets et forment de 4 à 8 rangées ». SCHWALBE mentionne encore que la forme des champs rhomboïdaux varie avec l'état de contraction ou de relâchement des fibres. En relâchement, les grands axes des rhomboïdes sont parallèles à l'axe de la fibre, tandis qu'en contraction, ils lui sont perpendiculaires.

J'ai déjà dit que cet auteur considérait les champs rhomboïdaux sombres comme formés de substance anisotrope contractile et les espaces clairs comme formés de substance isotrope, mais il ne put pas vérifier cette hypothèse par des recherches à la lumière polarisée.

A l'aide de certains réactifs et aux extrémités des fibres, SCHWALBE put enfin isoler des fibrilles homogènes mais de diamètre irrégulier dont la préexistence dans les fibres lui parut discutable et qu'il considéra comme des produits artificiels.

3° Chez *Mytilus edulis*, les deux muscles adducteurs et spécialement l'antérieur sont formés de fibres ayant la même structure que celles de la partie blanc nacré du muscle adducteur de l'Huître. Cela le conduisit à admettre la nature musculaire de la partie blanc nacré du muscle adducteur de ce dernier Mollusque, nature musculaire qui, dit-il, est démontrée aussi par la coloration en jaune qu'elle prend sous l'influence de la solution d'iode dans l'iodure de potassium, par sa dissolution dans l'acide acétique et enfin par sa coagulation sous l'influence de la chaleur. Toutes ces réactions étant en effet caractéristiques des substances albuminoïdes.

4° Chez *Solen vagina*, au contraire, les deux muscles ont l'aspect de la partie musculaire de l'Huître et sont formés également de fibres à double striation oblique.

Boll, dans son travail classique sur l'histologie des Mollusques, paru avant celui de Schwalbe (**1869** *a*), a laissé complètement de côté l'étude des muscles adducteurs des Acéphales et pendant une période de douze années, aucun nouveau travail ne paraît sur cette question.

En effet, c'est seulement en (**1881**) qu'Engelmann, à la suite des méticuleuses recherches sur les muscles adducteurs de l'Anodonte, donna une explication exacte de la nature de la double striation oblique. Cet auteur (p. 557-558) dit que cette striation n'est pas produite par des *sarcous elements* ordonnés en rangées obliques, mais exclusivement parce que des fibrilles homogènes, fortement réfringentes, courent autour de l'axe longitudinal des fibres, en lignes héliçoïdales équidistantes et opposées, mais de même pas. Ainsi, dit-il, page 559. « Il apparaît alors que chaque fibre doublement striée obliquement se compose de deux systèmes de fibrilles qui décrivent autour de l'axe de la fibre deux hélices inverses de même pas ». Les fibrilles sont séparées les unes des autres par des petites masses d'une substance interfibrillaire molle. Engelmann (p. 548) a observé que là où elles se croisent, les fibrilles sont à des niveaux différents, car, dit-il, « il est nécessaire, avec un fort grossissement

(500 à 1000 diam.) de tourner sensiblement la vis micrométrique pour distinguer successivement les deux systèmes de stries ». Il croit que généralement c'est le même système de fibrilles qui reste sous-jacent à l'autre, mais qu'il arrive aussi que le système sous-jacent peut passer au plan superficiel et vice-versa. Il a constaté, à l'aide de la lumière polarisée (p. 554) que les fibrilles sont biréfringentes dans leur ensemble suivant leur longueur, et qu'il n'y existe pas de parties monoréfringentes et biréfringentes alternantes comme cela aurait dû être si la conception de Schwalbe avait été exacte (cet auteur n'avait pu du reste les mettre en évidence).

Engelmann a également observé, comme Schwalbe, que le raccourcissement des fibres coïncide avec l'augmentation de l'angle sous lequel se coupent les systèmes linéaires de fibrilles, mais il explique d'une toute autre façon ce raccourcissement des fibres. (J'en parlerai plus tard à propos de la physiologie des muscles adducteurs). Il s'exprime en effet ainsi (p. 559) : « Dans un état d'extension modérée, mais non actif (des fibres), les lignes héliçoïdales sont si verticales qu'elles courent presque, mais non complètement, parallèlement à l'axe de la fibre ; plus la fibre se raccourcit, moins les spires sont verticales, d'autant plus alors l'angle sous lequel elles se coupent se rapproche de 180° sans jamais pourtant atteindre cette valeur. »

Peu après, Andreae (**1882**) chez *Sipunculus nudus* et Rohde (**1885**) chez les Polychètes (*Arenicola* et *Nephthys*) observent des fibres où la double striation oblique est due à un seul système de fibrilles enroulées en hélice. En effet, lors de l'examen au microscope, la vision simultanée des courbes de la face supérieure et de la face inférieure d'une fibre plus ou moins aplatie, donne un système de lignes qui par leur entrecroisement optique, dessinent un réseau à mailles losangiques.

Fol (**1888** *a*) se range à l'opinion de ces derniers auteurs et n'admet également qu'un système de fibrilles enroulées en hélice pour les fibres musculaires doublement striées obliquement. Lorsque le pas de l'hélice est faible, ces fibres à fibrilles héli-

çoïdales ressemblent à des fibres striées transversalement, ce qui explique les erreurs de certains auteurs (1). D'après lui, en effet, la véritable striation tranversale n'existe chez aucun Mollusque, les exemples de cette structure que l'on a cru montrer dans cet embranchement se rapportent en réalité à des fibres lisses à fibrilles enroulées en hélice de faible pas [muscle du cœur des Céphalopodes (H. Müller), muscles de la masse buccale des Céphalophores (Keferstein), nageoire des Hétéropodes et des Ptéropodes (Paneth), siphon des Céphalopodes, muscle rétracteur des Acéphales en général et du *Pecten* en particulier] (2). Il termine sa première note par cette conclusion importante dont j'ai pu vérifier l'exactitude. « A en juger par la distribution du tissu à fibrilles spiralées (héliçoïdales), nous serions tenté de croire que cette disposition est favorable à la contraction rapide du muscle lisse. »

Roule (**1888** *c*), en étudiant les muscles adducteurs d'*Ostrea edulis*, *Mytilus edulis* et *Tapes decussatus* confirme les vues de Fol en ce qui concerne la disposition des fibrilles en un seul système d'hélices, mais ses observations manquent de précision, en ce sens qu'il ne distingue pas comme Schwalbe, Coutance et Jhering l'avaient fait, deux parties dans les muscles adducteurs de l'Huître et du *Tapes*. En outre, il admet que dans les fibres en extension les fibrilles sont rigoureusement parallèles entre elles et à l'axe de la fibre et qu'elles ne prennent la disposition héliçoïdale que lorsqu'elles sont contractées, « les fibrilles se recourbant en spirale pour restreindre la distance qui sépare leurs deux extrémités. » (3).

(1) Eimer (**1898**) a décrit des fibres striées dans les muscles adducteurs des Anodontes, ce qui est manifestement inexact (Voy. plus loin).

(2) Cette opinion de Fol était bien trop absolue et depuis, plusieurs auteurs ont reconnu l'existence de fibres striées chez les Mollusques. Tout d'abord, Fol lui-même (**1888** *e*), a dû reconnaître avec Blanchard que la partie principale, vitreuse, du muscle adducteur du *Pecten* est véritablement formée de fibres striées et avec Wagener qu'il en est de même de celui des Limes. Il avait commis la première erreur parce qu'il avait examiné la partie nacrée de ce muscle adducteur croyant avoir affaire au muscle vitreux.

Wachwitz (**1891**) a montré l'existence de fibres striées chez les Hétéropodes et les Ptéropodes et enfin j'ai pu constater très nettement aussi l'existence de fibres striées dans le cœur des Céphalopodes (**1904**) et d'autres Mollusques (**1905**).

(3) Mes observations (**1904** *b*) contredisent celles de Roule et même en extension, j'ai constaté

Cette note de ROULE termine la liste des travaux se rapportant aux muscles adducteurs à fibres doublement striées obliquement ou à fibrilles enroulées en hélice, mais avant de revenir sur d'autres travaux se rapportant surtout à la description de fibres striées dans les muscles adducteurs des Acéphales, je dois dire que tous ces travaux n'ont pas fixé sur l'existence soit de deux systèmes de fibrilles héliçoïdes (ENGELMANN, KNOLL) soit d'un seul système (ANDREAE, ROHDE, FOL, ROULE et BALLOWITZ) dans les fibres doublement striées obliquement.

Les magistrales recherches de BALLOWITZ (**1897**) s'appliquent en effet seulement aux muscles du manteau et des bras des Céphalopodes, chez lesquels il existe une colonne axiale de sarcoplasma assez développée, mais en est-il de même pour les fibres des muscles adducteurs des Acéphales chez lesquels cette colonne sarcoplasmique axiale n'existe pas ? C'est ce qu'il est impossible d'affirmer. C'est seulement un examen de ces fibres, dont les fibrilles seront colorées avec une bonne élection, en coupes longitudinales et transversales, qui pourra trancher cette question intéressante.

COUTANCE (**1878** *a*) qui a fait surtout une étude physiologique des muscles adducteurs des Acéphales signale cependant que ceux-ci se composent toujours d'une partie translucide et d'une partie blanc nacré qui sont quelque peu différentes au point de vue histologique. Dans la partie translucide du *Pecten maximus*, il signale l'existence d'une striation transversale.

JHÉRING, dont le travail (**1878** *b*) est surtout une monographie de l'Anomie, consacre aussi quelques lignes aux fonctions et à la structure des muscles adducteurs des Acéphales. En ce qui concerne cette dernière partie, il constate, comme COUTANCE la différenciation du muscle adducteur des Monomyaires, du muscle adducteur postérieur et parfois aussi de l'adducteur antérieur des Dimyaires, en 2 parties différentes comme aspect

que les fibrilles des fibres sont déjà enroulées en hélices d'un très grand pas il est vrai. D'autre part, si les fibrilles se comportaient comme l'admet ROULE, pour faire contracter les fibres, elles devraient avoir la constitution de véritables ressorts à boudin tendant constamment à s'enrouler en hélices ce qui expliquerait bien la fermeture des valves, mais ne pourrait faire comprendre leur ouverture.

et comme structure (musculeuse et ligamenteuse). Ses descriptions histologiques sont si courtes et si vagues qu'il est inutile de les citer. Je dirai seulement que d'après lui, la partie ligamenteuse est constituée par des fibres offrant toujours un aspect fibrillaire tandis que la partie musculeuse est constituée par des fibres lisses dont l'axe est formé de protoplasma granuleux renfermant le noyau (1). Dans la partie translucide du muscle adducteur du *Pecten*, il reconnaît, comme COUTANCE, une striation transversale.

BLANCHARD (**1880**) décrit avec quelques détails la structure du muscle adducteur du *Pecten Jacobœus*, auquel il distingue deux parties d'inégal développement. D'après lui, la petite partie, d'un blanc nacré resplendissant, est uniquement composée de fibres musculaires lisses, tandis que la plus grosse, terne et grisâtre, est formée de fibres musculaires striées. Il décrit ainsi la constitution de cette dernière partie. « Ce muscle, de même que celui de l'aile de l'Hydrophile, est constitué par la juxtaposition d'un nombre considérable de fibrilles (2). très délicates, parallèles entre elles (3), et qui ne sont point réunies en faisceaux entourés de sarcolemme. On ne trouve point toutefois, entre les différentes fibrilles, de la matière granuleuse, comme il y en a dans les muscles de l'aile des Insectes et dans le muscle vibrant du Homard. Chaque fibrille va d'une valve à l'autre et est, par conséquent, aussi longue que le muscle lui-même. La fibrille est striée d'une façon ordinaire, comme celles de l'aile de l'Hydrophile » (disques épais avec stries de Hensen non colorables, bandes claires avec disques minces colorables). Chaque fibrille, d'après BLANCHARD, est munie d'un gros noyau allongé, ovoïde, qui fait fortement saillie à sa surface. Le diamètre de ces fibrilles est assez considérable et varie entre 5, 10 et 20 μ.

(1) Affirmation manifestement inexacte.

(2) Il s'agit en réalité de colonnettes musculaires ou faisceaux de fibrilles dont les éléments sont plus ou moins distincts.

(3) BLANCHARD n'a pas reconnu les nombreuses anastomoses que présentent entre elles ces prétendues fibrilles.

Cet auteur déclare en outre que les muscles adducteurs de l Moule, de l'Anodonte et de la Mulette (*Unio*) sont formés dans toutes leurs parties de fibres musculaires lisses ordinaires (1).

A la suite de la note de Fol (**1888** *a*) dont il a été question déjà et où cet auteur niait la striation du muscle adducteur du *Pecten*, Blanchard (**1888** *b*) maintînt absolument ses premières conclusions qui furent d'ailleurs corroborées par une note de Tourneux et Barrois (**1888** *d*).

Fol, dans une dernière note (**1888** *e*) reconnaît son erreur et l'attribue à ce qu'il avait sans doute examiné la partie blanc nacré du muscle adducteur, croyant avoir affaire à la partie vitreuse, mais il relève quelques inexactitudes commises par Blanchard :

1° Les fibres de la partie blanc nacré renferment des fibrilles enroulées en hélice (2).

2° Les prétendues fibrilles de Blanchard sont en réalité formées de fibrilles plus ou moins agglutinées en un faisceau rubané.

3° Il n'a pu observer la présence de disques minces (3). Chez les Limes, il a observé comme Wagener *la striation en chevrons*, elle est réelle et son obliquité ne provient ni d'un enroulement de fibrilles, ni d'une faute dans la préparation.

Il termine sa note par une réflexion dont j'ai pu vérifier l'exactitude lors de toutes mes recherches d'histologie comparée et qui lui est inspirée par la différence de structure qu'on observe entre les fibres musculaires des Arthropodes et des Mollusques, chargées les unes et les autres d'accomplir des mouvements rapides malgré l'exception formée par les muscles adducteurs des *Pecten* et des Limes. Cette réflexion peut être traduite un

(1) Opinion contradictoire avec celle des autres auteurs, probablement parce qu'il avait examiné ces muscles fixés à l'état d'extension complète.

(2) On verra plus loin que la ressemblance entre ces fibres et les fibres à fibrilles enroulées en hélice proprement dites n'est que superficielle. Observées à l'état de distension complète, elles paraissent bien en effet formées de fibrilles fines et parallèles entre elles ainsi que Blanchard l'avait dit.

(3) Cette observation de Fol est inexacte. Prenant, en effet (**1903**) et moi-même (**1904**) avons pu constater nettement la présence de disques minces, mais il est juste d'ajouter qu'ils sont très ténus et souvent difficiles à apercevoir

peu plus clairement que ne l'a fait Fol par la formule suivante : La structure d'un organe chez différents animaux est influencée non seulement par sa fonction, mais aussi par la position de ces animaux dans la série zoologique.

Marshall (**1888** *f*) à l'aide des préparations au chlorure d'or, a mis en évidence dans le muscle adducteur du *Pecten*, le réseau typique des fibres musculaires striées des Arthropodes et des Vertébrés, mais il n'a obtenu que des résultats négatifs avec les muscles adducteurs de l'Anodonte et les deux parties du muscle adducteur de l'Huître. Après l'action de l'acide osmique, il n'a obtenu également que des résultats négatifs en ce qui concerne les muscles adducteurs de ces derniers Mollusques et les Echinodermes, considérés par Schwalbe comme doublement striés obliquement ; c'est pourquoi il considère cette striation comme une illusion d'optique (1).

Wackwitz (1891) qui a décrit cependant très exactement la structure des muscles du pied des Hétéoropodes et des Ptéropodes a très mal observé la structure des muscles adducteurs de l'Anodonte. D'après lui, certaines fibres ont un aspect homogène, d'autres ont de très fines fibrilles parallèles et très serrées les unes contre les autres (fibres lisses), si bien que dans les coupes transversales on distingue à peine de fines granulations. Enfin une petite partie des fibres est pourvue d'une striation qui n'est pas aussi nette que celle des Ptéropodes (2).

Eimer (**1892**) arrive à des conclusions analogues. D'après cet

(1) Ces résultats sont faciles à expliquer. Les fibres lisses ou doublement striées des muscles adducteurs sont assez peu différenciées du sarcoplasma et j'ai constaté que des préparations fraîches montrant nettement les fibrilles les montraient beaucoup moins bien après l'action de l'alcool et presque plus du tout après passage à l'alcool absolu, xylol et montage au baume de Canada.

Les matières colorantes agissant sur ces fibres déshydratées (coupes) les colorent parfois à peu près uniformément et aucune fibrille n'apparaît bien différenciée.

Je rappelle que le chlorure d'or imprègne dans les fibres striées non les fibrilles histologiques telles que les entendent la plupart des auteurs, mais les espaces interfibrillaires (fibrilles de Melland, Marshall, R. y Cajal, Van Gehuchten) et les disques minces (*Dm* ou *Z*).

(2) Les différents aspects des fibres décrites par cet auteur, tiennent probablement soit à ce que ces fibres ont été observées, les unes en extension complète (fibrilles presque parallèles), les autres en rétraction complète (fibrilles presque transversales simulant une véritable striation), soit à ce que ces fibres ont été prises dans les parties nacrée et vitreuse du muscle adducteur.

auteur, les fibres des muscles adducteurs de l'Anodonte sont des cellules allongées fusiformes parfois ramifiées. Elles peuvent ne présenter aucune trace de striation, un léger indice de striation dans leur partie médiane ou enfin une striation transversale nette, formée par des parties sombres et claires (sans disques intermédiaires) alternant avec régularité (1). Les lignes obliques croisées en zig-zag qu'il a observées, ainsi que Blanchard, sont pour lui l'indice d'un commencement de striation ou sont produites par des croisements des fibrilles. Le développement d'une striation de plus en plus nette serait liée à une activité de plus en plus grande des muscles adducteurs ce qui est dans la partie vitreuse du muscle adducteur de *Pecten*.

Récemment Schneider (**1902**) décrit exactement le mode d'insertion des fibres musculaires aux valves de l'Anodonte. Il se range à l'opinion de Fol pour la nature de la double striation oblique, le pas de l'hélice devenant d'autant plus faible que la contraction de la fibre est plus complète. Enfin, d'après lui, le noyau entouré d'une très faible quantité de protoplasma est situé entre les fibrilles, bien qu'un axe intérieur sarcoplasmique n'existe pas dans ces fibres.

Jobert, dans une note à l'Académie des Sciences (**1902** *b*), fait une description sommaire des muscles de l'*Anomia ephippium* (muscle adducteur et muscle de l'ossicule) mais sans indiquer les méthodes qu'il a employées. Je n'ai pu, par mes recherches, confirmer cette description. D'après lui, le muscle adducteur comprend une partie musculaire et une partie blanc nacré. La partie blanc nacré est formée de tissu élastique fibrillaire (2), tandis que la partie musculaire comprend :

(1) Jobert en revient à la théorie admise par les anciens zoologistes (Voy. Bronn (**1862**), bien que Coutance et Jhéring aient montré (**1878**) que chez le *Pecten*, voisin des Anomies, la partie nacrée est contractile, c'est-à-dire formée d'un tissu musculaire spécial et non d'un tissu élastique. J'ai constaté d'ailleurs que cette partie est formée de fibres musculaires lisses sans sarcoplasma central et avec noyaux sous-sarcolemmiques analogues à celles que l'on trouve dans la partie nacrée des muscles adducteurs de la plupart des Acéphales et des muscles entiers des Moules et des Myes.

(2) Observation vraisemblablement faite sur des fibres fixées en rétraction complète alors que l'angle de croisement des fibrilles se rapproche de 180°

1° Des faisceaux de fibres striées formées de fines fibrilles peu adhérentes entre elles. Les faisceaux de fibrilles sont répartis en groupes entourés par une membrane sous laquelle sont des noyaux colorés par le carmin. Les fibrilles offrent une striation ordinaire avec disques obscurs et disques clairs munis de disques minces difficiles à voir (1).

2° Des faisceaux de longues fibres lisses fusiformes à double contour, offrant sur leur trajet une série de renflements et d'étranglements, véritables fibres musculaires lisses polygastriques composés de fibrilles parallèles très nettement visibles après l'action du carmin qui colore les renflements en rouge (2)

Prenant (**1903**) constate la présence de disques minces dans les bandes claires du muscle adducteur de *Pecten varius*, mais d'après lui, ces disques sont si ténus qu'il ne put arriver à les voir dans toutes les fibres en se plaçant cependant dans les meilleures conditions d'observation.

Enfin (**1904** et **1908**), j'ai fait une étude d'ensemble sur la structure des muscles adducteurs des principaux types d'Acéphales par les méthodes combinées des dissociations par l'acide azotique à 20 pour 100 et des coupes colorées à l'hématoxyline ferrique, après fixation au liquide de Zenker.

Les résultats de ces recherches, tout en confirmant certains de ceux de quelques-uns des auteurs qui m'ont précédé, en diffèrent cependant par de nombreux points ainsi qu'on en

(1) J'ai constaté par des dissociations, que la partie musculaire est formée de fibres d'un faible diamètre, variable d'un endroit à l'autre, qui émettent des branches dont les unes sont anastomosées avec des fibres voisines et dont quelques-unes, effilées, se terminent peut-être librement ; elles constituent en somme une série de petits réseaux peut-être incomplets, s'étendant dans toute la longueur du muscle. Toutes ces fibres, examinées avec un fort grossissement, paraissent striées, mais l'aspect de la striation est variable (transversale, oblique, ou même doublement oblique comme celle de la partie vitreuse de la plupart des Acéphales). Les coupes colorées m'ont montré que ces différents aspects tiennent uniquement à ce que de petites colonnettes musculaires d'une striation transversale ou oblique sont placées côte à côte, soit en concordance, soit en discordance régulière ou non.

(2) J'ai observé des fibres de cette forme, mais elles étaient munies de branches effilées libres ou anastomosées avec d'autres fibres, parfois leur striation était peu nette, mais j'ai pu m'assurer qu'elle existait quand même; je l'ai observée, soit à l'éclairage oblique des fibres dissociées, soit mieux dans les coupes colorées. Les renflements et étranglements alternants résultant d'ondes de contraction qui ont pris naissance dans les fibres et ont été fixées au moment de l'action des réactifs fixateurs ou dissociants.

pourra juger. En outre, ils permettent d'avoir une vue générale sur cette question, ce que ne pouvaient donner les résultats antérieurs obtenus par divers auteurs, à l'aide de méthodes différentes et chez des espèces le plus souvent aussi différentes.

CHAPITRE II

TECHNIQUE ET OBJETS D'ÉTUDE

Pour étudier la constitution des muscles adducteurs des Acéphales, j'ai employé la méthode des dissociations après séjour dans l'acide azotique à 20 pour 100 pendant un temps variant de 24 heures à plusieurs jours. Cette méthode est bien préférable à la dissociation après séjour dans la solution concentrée de potasse caustique, car elle laisse aux fibres toute leur solidité et permet de les isoler sur de très grandes longueurs. D'autre part, les muscles peuvent séjourner pendant plusieurs jours dans cette solution sans être altérés et leur dissociation peut encore s'effectuer avec une grande facilité. Cette méthode peut s'appliquer également à la dissociation de muscles conservés dans l'alcool ou fixés par divers réactifs, ce qui est d'un très grand secours pour les espèces qu'on ne peut se procurer à l'état frais dans nos régions.

Pour l'étude de la structure des fibres constitutives des muscles adducteurs, j'ai employé, outre les dissociations fines, la méthode des coupes après fixation aux liquides de Zenker, de Perennyi ou même à l'alcool absolu (1).

La coloration qui m'a donné les meilleurs résultats est l'hématoxyline ferrique, associée ou non à l'éosine. Le bleu polychrome de Unna, après fixation par l'alcool absolu m'a permis de colorer en rose violacé le sarcolemme des fibres, alors que

(1) L'acide azotique à 20 p. 100 dont l'action est suivie de lavages aux alcools de plus en plus concentrés, m'a donné également de très bons résultats pour les muscles striés de l'Anomie et des *Pecten*.

leur corps est coloré en bleu foncé. Mais, cette double coloration est difficile à obtenir. En essayant de mettre en évidence les éléments nerveux intra-musculaires par la nouvelle méthode de Cajal (1), résultat auquel je ne suis pas parvenu d'une façon satisfaisante, j'ai obtenu des coupes transversales très instructives des muscles adducteurs. Les fibrilles y sont parfois bien visibles et, fait important, les fibres y sont très peu rétractées et paraissent avoir conservé les mêmes rapports qu'à l'état frais.

Je dois dire enfin, pour terminer, que les coupes minces des muscles adducteurs, spécialement les coupes longitudinales sont très difficiles à bien réussir, car ces fibres deviennent très dures après fixation et se séparent facilement de la paraffine. Il faut faire les inclusions avec le plus grand soin pour que la paraffine pure pénètre bien complètement entre les fibres.

J'ai examiné les espèces suivantes :

Filibranches.....	*Anomia ephippium* Lin. *Mytilus edulis* Lin. *Mytilus ungulatus* Lin. *Placuna sella* Gml.
Pseudolamellibranches..	*Pecten maximus* Lin *Chlamys opercularis* Lin. *Chlamys varia* Lin. sp. *Spondylus gœderopus* Lin. *Lima hyans* Chemn. *Lima inflata* Chemn. *Lima squamosa* Lamk. *Avicula Tarentina* Lamk. *Pinna rudis* Lin. *Ostrea edulis* Lin. *Gryphœa angulata* Lamk.

(1) *Bibliogr. anat.*, p. 1 à 11, 1905.

Eulamellibranches.....	*Anodonta Cygnea* Lin. *Unio tumidus* Philip. *Dreissensia polymorpha* Pal. *Tellina crassa* Lin. *Mactra glauca* Born. *Donax trunculus* Lin. *Dosinia exoleta* Lin. *Tapes decussatus* Lin. *Venus* (*Chione*) *verrucosa* Lin. *Acanthocardium aculeatum* Lin. *Cardium edule* Lin. *Cardium Norvegicum* Speng. *Isocardia cor* Lin. *Psammobia vespertina* Lin. *Lutraria elliptica* Lamk. *Mya arenaria* Lin. *Mya truncata* Lin. *Ensis siliqua* Lin. *Solen vagina* Lin. *Pholas candida* Lin. *Pholas dactylus* Lin. *Tridacna elongata* Lamk.

CHAPITRE III

CONSTITUTION DES MUSCLES ADDUCTEURS

I. Partie nacrée. — La partie nacrée des muscles adducteurs des Acéphales est constituée par de grosses fibres lisses cylindroïdes, très allongées, puisque certaines d'entre elles peuvent être suivies, avec de bonnes dissociations, dans une grande partie de la longueur de ces muscles. Ces fibres sont très serrées les unes contre les autres à l'état frais et il n'existe entre elles qu'une très petite quantité de tissu conjonctif constitué par

des cellules très ramifiées, dont le corps est réduit à une très mince couche de protoplasma entourant le noyau. Sous l'action des réactifs fixateurs et déshydratants, elles subissent une rétraction notable et, dans les coupes, elles paraissent séparées les unes des autres par des espaces comparables à leur propre dimension, espaces dans lesquels sont d'assez rares cellules

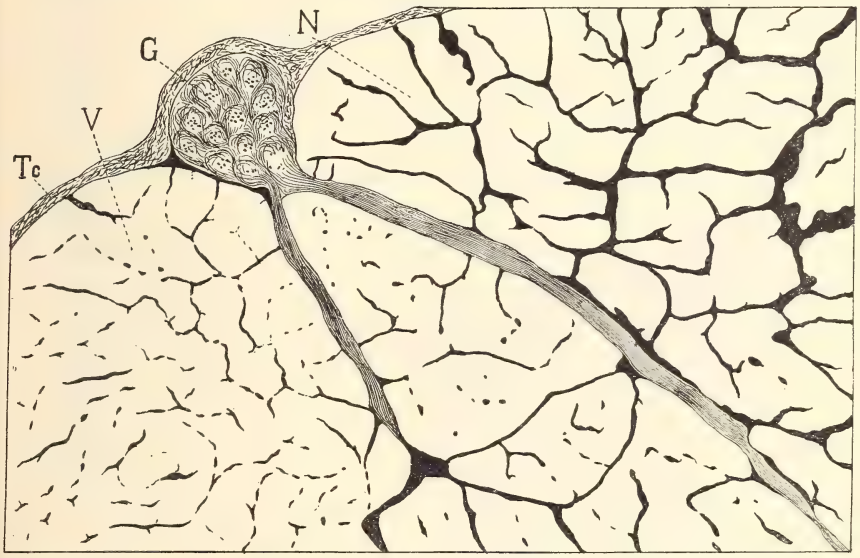


Fig. xxv. Fragment d'une coupe transversale du muscle adducteur d'*Ostrea edulis* rétracté librement et passant par le ganglion nerveux. Traitement par la nouvelle méthode de Cajal, note 1, p. 337. × 14.

G, ganglion nerveux envoyant des branches dans le muscle. *N*, partie nacrée et *V*, partie vitreuse du muscle adducteur. *Tc*, tissu conjonctif entourant le muscle. Les espaces compris entre les faisceaux de fibres et occupés par le tissu conjonctif ont été figurés en noir.

conjonctives rameuses. La nouvelle méthode de Cajal pour l'étude des centres nerveux (note p. 337) est celle qui m'a paru exercer la rétraction minimum.

Ces fibres sont groupées, dans les muscles adducteurs, à la façon des fibres striées dans les muscles volontaires. Il faut noter cependant les différences suivantes : 1° Le tissu conjonctif fasciculant y est bien moins abondant et ne forme jamais de gaines consistantes ; 2° les petits faisceaux que ces fibres cons-

tituent par leur premier groupement sont le plus souvent en contact avec au moins un de leurs voisins, de sorte que la très mince gaine de tissu conjonctif ne les entoure pas complètement (fig. XXV ; fig. 7, 28 et 41).

II. Partie vitreuse. — La partie vitreuse des muscles adducteurs offre une constitution analogue à la partie nacrée. Ses fibres constitutives ont un diamètre et une longueur notablement plus réduits et sont effilées régulièrement sur une grande partie de leur parcours. Elles ont en somme la forme de fuseaux très étroits et très allongés. En général ce sont des fibres lisses, mais leurs fibrilles ont une disposition spéciale dont il sera parlé plus loin. Chez les Anomies, les Limes, les *Pecten* et les Spondyles, les fibres sont anastomosées latéralement en réseaux et striées transversalement ou obliquement par rapport à leur direction (fig. XXV et XXXI ; fig. 4, 27 et 40).

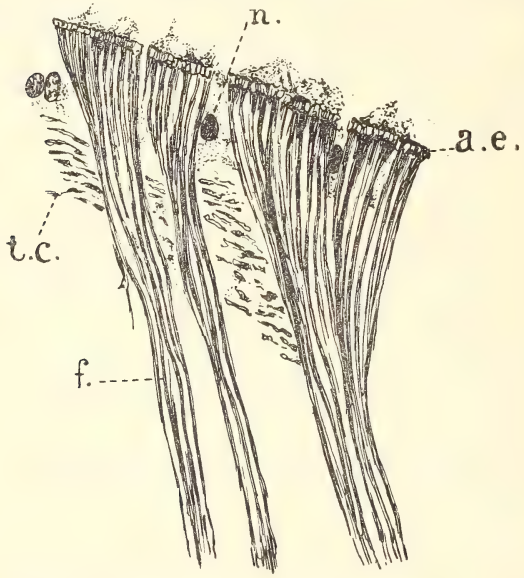


Fig. XXVI. Insertion à la surface d'une valve de fibres de la partie vitreuse du muscle adducteur de l'Huître. × 750.
f, fibres. *tc*, tissu conjonctif. *n*, noyaux des cellules sécrétantes de la coquille.
ae, aire externe de ces cellules, leur limite interne est peu nettement visible.

Insertion aux valves.

Les muscles adducteurs des Acéphales s'insèrent directement à la surface interne des valves sans l'intermédiaire de tendons. On peut étudier leur mode d'insertion en traitant ces muscles, adhérents aux valves, par l'acide azotique à 20 pour 100, sous l'influence duquel les muscles sont fixés

dans leur forme et se détachent de ces valves dont la surface est dissoute. Il vaut encore mieux faire agir sur ces muscles du liquide de Zenker additionné de 10 pour 100 d'acide acétique et qu'on renouvelle par petites portions. La fixation produite, le détachement du muscle se fait facilement sous l'action corrosive de l'acide acétique sur le calcaire des valves. Il ne reste plus qu'à inclure à la paraffine le muscle détaché et à en faire des coupes.

L'examen de ces coupes montre les faits suivants : Les fibres, arrivées au niveau de la membrane limitante interne des cellules secrétantes de la coquille, deviennent plus grosses et se divisent en digitations qui, après avoir traversé le corps de ces cellules, s'insèrent directement sur la limite interne de la coquille. Elles traversent une mince zone à double contour, l'aire externe de ces cellules secrétantes, qui apparaît très finement striée. Les noyaux des cellules secrétantes de la coquille sont situés entre les fibres et à une assez grande distance de l'aire externe (fig. XXVI).

Étude des fibres constitutives des muscles adducteurs.

I. Partie nacrée.

Forme. — Les fibres de la partie nacrée ont, dans la plus grande partie de leur longueur, la forme de cylindres à section arrondie ou à peine elliptique (fig. 7, 16, 24, 26, 28 et 41).

Leurs extrémités sont de deux types différents : ou bien elles sont régulièrement effilées sur une longueur plus ou moins grande, ou bien elles se divisent en un nombre variable de digitations se terminant au même niveau. Le premier type se recontre au sein du muscle adducteur, tandis que le second existe aux surfaces d'insertion sur les valves.

Les extrémités régulièrement effilées existant au sein du muscle le sont en général sur une très grande longueur chez *Anodonta*, *Cardium*, *Mytilus*, *Unio*, parfois chez *Anomia*,

Dosinia, Ostrea ; et sur une petite longueur chez *Mactra, Mya, Ostrea, Pecten, Tapes, Tellina,* parfois *Anomia* et *Dosinia.*

Les extrémités digitées s'insérant à la surface des valves ont des formes assez variables : Ce sont des digitations courtes et régulières chez *Anomia, Mytilus, Tapes ;* plus longues chez *Anodonta, Cardium* (fig. XXVIII *c*), *Mya, Unio* (fig. XXVIII *a*) ; parfois divisées en deux séries (*Anomia, Tapes, Unio* (fig. XXVIII *a*). Chez *Gryphea, Ostrea,* les digitations sont courtes, très fines et par suite très nombreuses ; elles ressemblent assez à un gros pinceau de plâtrier dont les poils seraient anglutinées par groupes, à l'aide de colle de pâte (fig. XXVII *a*).

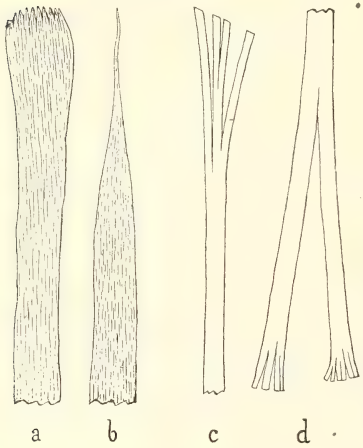


FIG. XXVII. Extrémités de fibres des muscles adducteurs de divers Acéphales rétractés librement. Dissociation par l'acide azotique à 20 p. 100. × 300.

a, extrémité d'insertion aux valves d'une fibre de la partie nacrée du muscle adducteur d'*Ostrea edulis.*

b, extrémité libre au sein du muscle de la même partie.

c, extrémité d'insertion aux valves d'une fibre de la partie vitreuse du muscle adducteur postérieur de *Tapes decussatus.*

d, extrémité analogue d'une fibre du muscle adducteur postérieur (vitreux) de *Solen vagina.*

On peut distinguer deux catégories de fibres : les unes, comprises dans la masse des muscles ont leurs deux extrémités régulièrement effilées sur une longueur plus ou moins grande ; les autres ont une extrémité régulièrement effilée située dans la masse du muscle et une extrémité digitée insérée sur la valve. Chez les très jeunes Huîtres (12 mm. de diamètre), la partie nacrée du muscle adducteur est formée de fibres s'étendant dans toute la longueur du muscle et ayant par conséquent leurs deux extrémités très finement digitées (dimensions : diamètre = 18 μ, longueur = 0 m/m, 5 4. Fig. XXX*a*).

Chez les adultes, en raison de difficultés techniques, je n'ai pu en mettre en évidence d'analogues, mais je ne serais pas

étonné qu'il en existât certaines. Je n'ai pas eu l'occasion de vérifier si le fait est exact pour des espèces jeunes d'autres Acéphales.

Les extrémités effilées des fibres, comprises dans la masse des muscles, s'affrontent avec d'autres analogues comme celles des fibres ligneuses des végétaux, si bien que dans les coupes parallèles aux fibres, celles-ci paraissent continues et s'étendre dans toute la longueur de ces muscles.

En général, les fibres sont simples, sans ramifications. Parfois cependant, elles émettent, près de leur extrémité effilée ou même assez loin, une branche

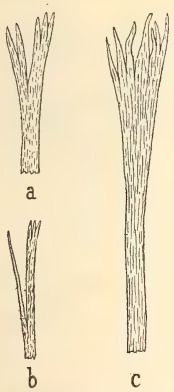


FIG. XXVIII. Extrémités d'insertions aux valves de fibres de muscles adducteurs de divers Acéphales. Dissociation par l'acide azotique à 20 p. 100. × 300.

a, fibre de la partie nacrée du muscle adducteur postérieur d'*Unio tumidus*.

b, fibre de la partie vitreuse du même muscle.

c, fibre de la partie nacrée du muscle adducteur postérieur de *Cardium Norvegicum*.

FIG. XXIX. Fibres du muscle adducteur postérieur de *Mytilus edulis* (partie vitreuse) rétracté librement. Dissociation par l'acide azotique à 20 p. 100. × 150.

a, fibre émettant sur son parcours une branche effilée.

b, fibre bifurquée près de sa terminaison libre au sein du muscle.

c, extrémité d'insertion aux valves d'une fibre.

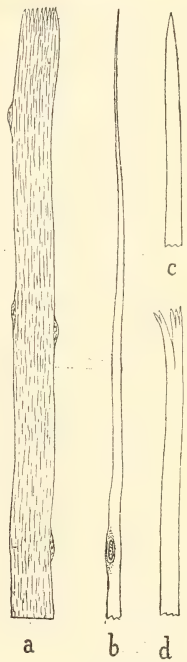


FIG. XXX. Fragments de fibres du muscle adducteur d'*Ostrea edulis*. Dissociation par l'acide azotique à 20 p. 100. × 300.

a, demi-fibre (partie nacrée) s'étendant d'une valve à l'autre, pourvue de plusieurs noyaux sous-sarcolemmiques chez une jeune Huître de 12 mm. de diamètre.

b, demi-fibre de petite dimension (partie vitreuse) d'une Huître ordinaire.

c, extrémité libre au sein du muscle (partie vitreuse) d'une Huître ordinaire.

d, extrémité d'insertion aux valves de la même partie.

plus petite, longuement et régulièrement effilée. Le fait est assez fréquent chez *Anomia*, *Mytilus*. Il est plus rare chez *Anodonta*, *Arca*, *Mactra*, *Ostrea Pectea*, *Placuna*). Il doit être très rare ou ne pas exister chez les autres genres d'Acéphales, car je ne l'ai pas observé lors des nombreuses dissociations que j'ai faites.

Dimensions. — Voici un tableau (tableau iv) résumant les mensurations que j'ai faites, à la chambre claire, sur des fibres dissociées par l'acide azotique à 20 pour 100, provenant de muscles rétractés librement après section de leurs insertions aux valves. Si les muscles avaient été pris en extension complète, les fibres auraient eu une longueur environ 3 à 4 fois plus grande et un diamètre réduit dans la proportion $\frac{\sqrt{3}}{1}$ à $\frac{2}{1}$.

TABLEAU IV

NOMS DES MOLLUSQUES	DIMENSIONS DES FIBRES	
	Diamètre en microns (μ)	Longueur en millimètres (mm.)
Anodonta Cygnea	11	1,25 à 2,25
Anomia ephippium	16	0,50 — 1
Cardium edule	13	1 — 1,50
Cardium Norvegicum	14	1,25 — 2,50
Dosinia exoleta	16	0,75 — 1
Mactra glauca	19	0,75 — 1
Mya truncata	20	1 — 2,50
Mytilus edulis	23	1 — 2
Ostrea edulis	21	2 — 3
Pecten maximus	17	1 — 2
Psammobia vespertina	6	0,75 — 1,5
Tapes decussatus	13	1 — 2
Tapes edulis	12	1 — 2
Tellina crassa	8	0,75 — 1,5
Unio tumidus	10	1,25 — 2,50

A côté des fibres de dimensions moyennes, il en existe d'autres, bien moins nombreuses et beaucoup plus petites qui sont très probablement de jeunes fibres en voie de développement. Cette opinion est corroborée par ce fait qu'il existe des fibres assez nombreuses, divisées en fragments réguliers et dépourvues de noyaux (sarcolytes). Ces fibres en dégénérescence doivent être remplacées par de nouvelles fibres.

Structure. — Les fibres constitutives de la partie nacrée des muscles adducteurs sont des éléments cellulaires, en général à un seul noyau situé vers le milieu de leur longueur et à leur périphérie, sous le sarcolemme, où il est entouré d'une petite quantité de protoplasma. Parfois cependant, il peut exister plusieurs noyaux par fibre. Le corps des fibres est constitué par de nombreuses fibrilles, serrées les unes contre les autres, comprenant entre elles un sarcoplasma réduit. Ces fibres présentent des variations de structure bien moins importantes que celles de la partie vitreuse, ainsi qu'on le verra plus loin. Cependant, je crois nécessaire de faire leur description séparée dans trois groupes de types.

1° Chez les Huîtres (*Ostrea edulis* et *Gryphea angulata*) et chez les Avicules ces fibres, dissociées par l'acide azotique à 20 pour 100, se montrent formées de nombreuses fibrilles parallèles très fines, plus ou moins distinctes, qui leur donnent l'aspect d'écheveaux de fils de soie et elles sont entourées par un sarcolemme très nettement observable au niveau des ruptures et des coudes où cette fine membrane s'est parfois détachée de la masse fibrillaire. Chaque fibre renferme plusieurs petits noyaux ovalaires aplatis, entourés d'une très faible quantité de protoplasma et qui sont situés en dehors de la substance contractile, sous le sarcolemme, où ils forment des saillies à peine marquées et assez régulièrement espacées. Dans une fibre de $0^{m}/_{m},54$ de longueur, s'étendant dans toute la longueur du muscle adducteur d'une jeune Huître d'Arcachon ayant 12 millimètres de diamètre, j'ai pu compter 6 noyaux (fig. xxx *a*).

En examinant ces fibres à un fort grossissement et sous l'éclairage oblique, alors que le muscle a été placé dans l'acide azotique étendu à l'état de rétraction complète, j'ai constaté que les fibrilles ne sont pas rigoureusement parallèles et ne s'étendent pas sur une très grande longueur. Elles s'anastomosent au contraire entre elles latéralement de façon à former une sorte de réseau à mailles linéaires assez allongées, mais en général peu nettement limitées. Dans ces conditions, il est

facile de comprendre que, examinées en extension complète, alors que leur longueur devient 3 à 4 fois plus considérable, les fibrilles paraissent rigoureusement parallèles et s'étendre dans toute la longueur de la fibre (1).

Ces fibrilles ont, pour les matières colorantes, une affinité à peine plus grande que le sarcoplasma qui les entoure et il est fort difficile d'obtenir une coloration un peu élective. D'ailleurs, les coupes longitudinales des muscles où on l'a réussie ne sont pas beaucoup plus démonstratives que les simples dissociations examinées à la lumière oblique. Mais, les coupes transversales permettent de constater la grande finesse des fibrilles et leur abondance par rapport à la masse du sarcoplasma (fig. 24 et 28).

Les dimensions moyennes des noyaux chez l'Huître sont 12 μ × 5 μ × 2 μ. Parfois on observe des noyaux géminés provenant très vraisemblablement de la division transversale d'un noyau alors que l'accroissement longitudinal de la fibre était en train de se produire.

Le sarcolemme peut être mis en évidence soit par double coloration à l'hématoxyline ferrique éosine avec forte différenciation dans l'alun ferrique, soit par le bleu polychrome de Unna après fixation par l'alcool absolu. Dans le premier cas, il se présente comme une fine pellicule colorée en rose vif qui entoure le corps des fibres brun rose (fig. 7). Dans le second, il a une couleur violet foncé avec reflets rouges alors que le corps des fibres est bleu ciel (fig. 8.)

2° Chez la plupart des Acéphales, les fibrilles ont, dans les fibres, une disposition analogue à celle qui vient d'être décrite chez les Huîtres et les Avicules, mais ces fibres ne sont munies que d'un seul noyau sous-sarcolemmique situé à peu près au milieu de leur longueur (*Cardium*, *Dosinia*, *Isocardia*, *Mya*, *Mytilus*, *Psammobia*, *Tapes*, *Tridacna*, *Venus* etc.). De plus,

(1) P. Schultz (Die glatte Muskulatur der Wirbeltiere. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, Abt. 1895) et M. Heidenhain (Strucktur der kontractilen Materie, *Ergb. d. Anat. u. Entwickl.* von F. Merkel u. Bonnet 1900) ont observé également des anastomoses latérales entre les fibrilles des fibres musculaires lisses.

les fibrilles sont plus grosses et les mailles qu'elles forment par leurs anastomoses latérales sont moins allongées. Fixées en rétraction complète, les fibres apparaissent avec une sorte de réseau à mailles losangiques presque analogue à celui des fibres de la partie vitreuse, mais il est loin d'être aussi net et aussi régulier (fig. 47). De plus, l'angle d'anastomose des fibrilles est très petit (il ne dépasse pas une vingtaine de degrés). Ces fibres ont un aspect qui rappelle assez bien celui du tronc des Pins maritimes dont l'écorce est fendillée régulièrement. D'autre part, en faisant varier la mise au point du microscope, on ne voit pas un système de fibrilles devenir bien visible alors que le système conjugué disparaît, ce qui permet d'éliminer l'hypothèse que cet aspect des fibres serait dû à la présence de fibrilles enroulées en hélices à leur surface (voir l'historique p. 327 et la description des fibres de la partie vitreuse p. 353).

Dans les coupes longitudinales colorées, les anastomoses des fibrilles ne sont guère plus nettement mises en évidence que dans les simples dissociations (fig. 48). Mais, les coupes transversales montrent, comme dans les types précédents, l'abondance des fibrilles par rapport au sarcoplasma (fig. 21 et 26). Dans certains cas, la laque ferrique se fixe plus énergiquement suivant des bandes transversales assez régulièrement disposées et la fibre paraît alors grossièrement striée transversalement. Un examen attentif des préparations montre qu'il s'agit là d'une fausse striation qui a peut-être son origine dans des zones de contraction ayant existé au moment de la fixation du muscle (fig. 49).

3° Chez les Anodontes, les Anomies, les Mactres, les *Unio* et surtout les *Pecten*, les fibrilles sont fines et les mailles qu'elles forment par leurs anastomoses latérales sont encore plus régulières et plus nettes que dans les types précédents, spécialement lorsque les muscles ont été fixés en rétraction complète (fig. 42 et 43, *Pecten maximus*).

En particulier, chez le *Pecten*, la présence d'un réseau de fibrilles à mailles losangiques, dont la netteté et la grandeur

de l'angle d'anastomose dépendent de la valeur de la rétraction du muscle au moment de la fixation, explique les opinions opposées de Blanchard, Tourneux et de Fol qui ont décrit respectivement ces fibres comme formées de fibrilles rectilignes parallèles ou enroulées en hélice. En effet, fixées en extension complète, l'angle de croisement des fibrilles de ces fibres est à peine appréciable (5 à 10 degrés), tandis qu'il atteint 30 à 50 degrés lorsque les fibres ont été fixées en état de rétraction complète. Si les premiers auteurs, au lieu d'examiner des fibres fixées en extension et où les fibrilles semblent parallèles à un examen un peu superficiel avaient examiné les mêmes fibres fixées à l'état de rétraction, ils auraient sûrement remarqué le réseau à mailles losangiques formé par les fibrilles (fig. 17, *Pecten maximus*, fig. 15, *Anodonta Cygnea*).

Notons enfin que, comme dans les types précédents, les fibrilles sont très nombreuses et très serrées les unes contre les autres fig. 18 et 19, *Pecten maximus* ; fig. 16, *Anodonta Cygnea*) et que chez les *Pecten* les fibres sont pourvues de plusieurs noyaux sous-sarcolemmiques comme chez les Huîtres.

II. Partie vitreuse.

Forme. — Les fibres de la partie vitreuse ont, dans la plus grande partie de leur longueur, la forme de cylindres dont la section au lieu d'être arrondie ou à peine elliptique comme celle des fibres de la partie nacrée est nettement elliptique ou même parfois rubanée (fig. 4, 5, 6, 14, 23, 25, 27, 30, 31 et 33). Leurs extrémités sont également, comme celles des fibres de la partie nacrée, de deux types différents : ou bien elles sont très régulièrement effilées, ou bien elles se divisent en un assez grand nombre de digitations se terminant au même niveau. Le premier type se rencontre au sein de la musculature, tandis que le second existe aux surfaces d'insertion sur les valves.

Les extrémités régulièrement effilées, existant au sein du muscle, le sont généralement sur une grande longueur (fig. xxx b et xxix b). Parfois cependant elles sont assez obtuses (fréquem-

ment chez *Lutraria*, plus rarement chez les *Ostrea*, fig. XXX c et les *Solen*. Les digitations des extrémités s'insérant à la surface des valves sont fines et en général assez allongées (fig. XXIX c, XXVIII b, XXX d et XXVII c, d).

On peut distinguer également, comme dans la partie nacrée, deux catégories de fibres : les unes, comprises dans la masse des muscles, ont leurs deux extrémités longuement effilées ; les autres ont une extrémité effilée située dans la masse du muscle et une extrémité digitée insérée sur la valve. Les extrémités effilées des fibres, comprises dans la masse des muscles, s'affrontent avec d'autres analogues comme celles des fibres ligneuses des végétaux, si bien que dans les coupes parallèles aux fibres, celles-ci paraissent continues et s'étendre dans toute la longueur de ces muscles.

En général, les fibres sont simples, sans ramifications. Parfois cependant elles émettent, près de leur extrémité libre ou même assez loin, une branche un peu plus petite, longuement et régulièrement effilée. Le fait est assez fréquent chez les *Avicula*, *Mactra*, *Mytilus*, *Placuna*, *Tridacna*. Il est plus rare chez les *Anodonta*, *Cardium*, *Gryphea*, *Mya*, *Etheria*, *Ostrea*. Il est encore plus rare chez les *Solen* (fig. XXIX a et b).

L'extrémité d'insertion aux valves est en général simple jusqu'aux digitations terminales. Parfois, mais assez rarement, elle se bifurque à une certaine distance de ces digitations (fig. XXVII d).

Chez les Acéphales Monomyaires dont la partie vitreuse du muscle adducteur est striée (*Anomia*, *Lima*, *Pecten*, *Spondylus*), les fibres à section rubanée présentent des ramifications plus ou moins nombreuses anastomosées ou non avec celles des fibres voisines.

Chez les Anomies, les Limes, les fibres émettent quelques branches dont les unes, en forme de pointes mousses, paraissent se terminer librement au sein du muscle et dont les autres, tronquées carrément, s'anastomosent avec des fibres voisines (fig. XXXI a). Assez fréquemment, il existe des fentes allongées dans le corps des fibres (fig. XXXI b).

Chez les Spondyles, les branches anastomotiques sont bien plus fréquentes et peut-être n'existe-t-il pas de branches se terminant librement au sein du muscle. Mais, n'ayant pas eu de pièces fraîches à ma disposition, il m'est difficile d'affirmer ce fait d'une façon absolue.

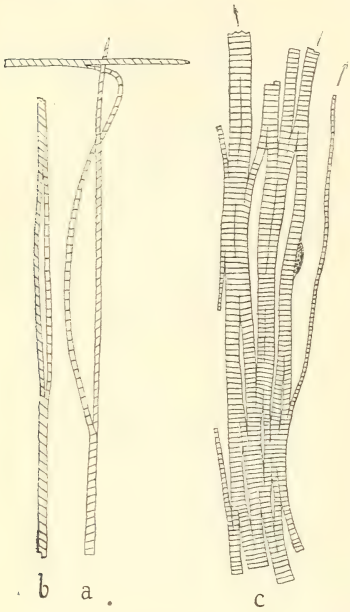


Fig. xxxi. Fragments du réseau de fibres striées de la partie vitreuse du muscle adducteur de divers Acéphales Monomyaires. Dissociation par l'acide azotique à 20 p. 100. × 300

a, fragment de fibre présentant deux extrémités à pointe mousse probablement libres chez *Anomia ephippium*.

b, fragment de fibre présentant une fente longitudinale chez *Lima inflata*.

c, portion de réseau compliqué chez *Pecten maximus*. Les flèches indiquent les branches non brisées sur la préparation. Un noyau ovalaire est accolé à la périphérie de l'une des branches.

Enfin, chez les *Pecten*, les fibres sont très fréquemment anastomosées avec leurs voisines, parfois par des branches très longues et très fines, réduites à quelques fibrilles (fig. xxxi c).

Ainsi, chez ces deux derniers genres d'Acéphales (*Pecten*, *Spondylus*), les fibres, par petits paquets, semblent former un réseau continu, s'étendant dans toute la longueur du muscle adducteur, réseau analogue à celui que j'ai décrit dans le cœur des Mammifères et des Oiseaux.

Dimensions. — Voici un tableau (tableau v) résumant les mensurations que j'ai faites, à la chambre claire, sur des fibres dissociées par l'acide azotique à 20 pour 100, provenant de muscles rétractés librement après section de leurs insertions aux valves. Si les muscles avaient été pris en extension complète, les fibres auraient eu une longueur environ de 3 à 4 fois plus grande et un diamètre réduit dans la proportion de $\frac{\sqrt{3}}{1}$ à $\frac{2}{1}$. Les diamètres donnés pour ces fibres sont les plus grands car celles-ci, lors des dissociations et en raison de leur

section elliptique et parfois rubanée, se disposent à plat sur la lame porte-objet. Je n'ai pas indiqué les dimensions des fibres chez les Acéphales dont je n'ai eu les muscles adducteurs qu'à l'état de fixation, puisque celle-ci les rétracte d'une façon notable.

TABLEAU V

NOMS DES MOLLUSQUES	DIMENSIONS DES FIBRES	
	Diamètre en microns (μ)	Longueur en millimètres (mm.)
Anodonta Cygnea	8	0,5 à 1
Anomia ephippium	5	Longueur du muscle ?
Cardium edule	8	0,75 à 1
Cardium Norvegicum	7	0,5 — 1
Dosinia exoleta	6,5	0,5 — 1
Lutraria elliptica	8	0,5 — 1
Mactra glauca	7	0,75 — 1,25
Mya truncata	9	0,5 — 1
Mytilus edulis	8	0,75 — 1,5
Ostrea edulis	8	1 — 2
Pecten maximus	6	Longueur du muscle
Pholas candidus	5	0,5 — 0,75
Pholas dactylus	7,5	0,75 — 1
Psammobia vespertina	4	1 — 1,5
Solen vagina	5	1 — 1,5
Tapes decussatus	8	0,75 — 1,25
Tapes edulis	6,5	0,5 — 1
Tellina crassa	5	0,5 — 1
Unio tumidus	7	0,5 — 1

A côté des fibres de dimensions moyennes, il en existe d'autres, plus petites et bien moins nombreuses, qui sont de jeunes fibres en voie de croissance et destinées à remplacer celles qui sont fragmentées en sarcolytes.

Structure. — Les fibres de la partie vitreuse, comme celles de la partie nacrée, sont en général des éléments cellulaires simples, formés par un ensemble de fibrilles serrées les unes contre les autres et occupant toute la masse des fibres. Le sarcoplasma est peu important par rapport à la masse des fibrilles. Le noyau, petit, ovalaire et aplati, est situé à peu près au milieu de leur longueur et à leur périphérie, sous le sarcolemme. Il est entouré d'une très petite quantité de protoplasma. Le sarcolemme peut être mis en évidence par la coloration au bleu

polychrome de Unna, après fixation des muscles par l'alcool absolu. Il apparaît comme une fine membrane violacée à reflets rougeâtres, entourant le corps des fibres coloré en bleu (fig. 9).

Chez certains Monomyaires (*Anomia*, *Lima*, *Pecten*, *Spondylus*), les fibres dont certaines branches au moins sont anastomosées avec celles des fibres voisines, ne peuvent être considérées comme des éléments cellulaires simples. Elles ne paraissent pas entourées d'un sarcolemme et les noyaux, accompagnés d'une petite quantité de protoplasma, sont répartis irrégulièrement à leur périphérie (fig. XXXI c et fig. 3).

Au point de vue de la disposition des fibrilles, on peut diviser les fibres de la partie vitreuse en trois groupes qui sont constitués ainsi : 1° Fibres ayant la même structure que celles de la partie nacrée des muscles adducteurs de la plupart des Acéphales, c'est-à-dire dont les fibrilles, lisses, sont parallèles à l'axe de ces fibres et qui présentent de fréquentes anastomoses latérales entre elles ; 2° Fibres à fibrilles lisses enroulées en hélice ; 3° Fibres à fibrilles striées parallèles à leur axe.

1° *Fibres à fibrilles parallèles à leur axe et présentant de fréquentes anastomoses latérales entre elles.*

On rencontre ces fibres dans les muscles adducteurs des genres *Dreissensia*, *Mya*, *Mytilus*, *Pholas*, *Tridacna*. Il est bon de faire remarquer que les parties vitreuses de ces muscles ont un aspect voisin de celui des parties nacrées correspondantes, intermédiaire entre ceux des parties nacrées et vitreuses du muscle adducteur de l'Huître.

Ces fibres sont formées, dans toute leur masse, de fibrilles assez grosses et anostomosées entre elles. Quand les fibres sont examinées en rétraction complète, en raison de leurs anastomoses, les fibrilles dessinent une sorte de réseau à mailles losangiques plus ou moins nettes (moins net que celui des fibres de la partie nacrée du muscle adducteur du *Pecten* et surtout que celui des fibres de la partie vitreuse des autres Acéphales). Au contraire, quand les fibres sont examinées en extension complète, les mailles, devenues linéaires et très allongées font

paraître les fibrilles parallèles à l'axe des fibres et libres sur une grande longueur.

Les préparations colorées ne montrent pas les fibrilles avec plus de netteté que les simples dissociations, sauf en ce qui concerne les coupes transversales (fig. 46, *Pholas candida ;* fig. 47, *Mya truncata ;* fig. 48 et 49, *Mytilus edulis*). Nous verrons plus loin (Physiologie) que les Acéphales dont les parties vitreuses des muscles adducteurs sont constituées ainsi ont des mouvements de fermeture des valves assez lents.

2° *Fibres à fibrilles lisses enroulées en hélices.* Ces fibres existent chez la plupart des Acéphales ; il ne faut excepter que les genres signalés précédemment (*Dreissensia*, *Mya*, *Mytilus*, *Pholas*, *Tridacna*) et ceux qui ont des fibres à fibrilles striées (*Anomia*, *Pecten*, *Lima*, *Spondylus*). Elles ont été décrites depuis longtemps (voir l'historique) comme des fibres *doublement striées obliquement.* Ces fibres se présentent en effet, sous le champ du microscope, avec l'aspect suivant, lorsqu'elles ont été dissociées par l'acide azotique à 20 pour 100. Elles sont parcourues dans toute leur largeur par des lignes claires, plus ou moins obliques par rapport à l'axe de la fibre et se coupant dans deux directions conjuguées par rapport à cet axe. Ces lignes claires délimitent ainsi des séries de mailles losangiques sombres, alignées en deux systèmes conjugués de rangées régulières et plus ou moins obliques par rapport à l'axe de la fibre (fig. 1). Il arrive parfois que dans une fibre, l'inclinaison des lignes varie d'une région à une autre, mais en général, quand la fixation a été faite dans des conditions de distension ou de relâchement bien déterminées, cette inclinaison est assez constante non seulement dans toute la longueur d'une fibre, mais encore pour toutes les fibres d'un muscle.

La présence de mailles losangiques sombres, supposées anisotropes, alignées en deux systèmes conjugués de rangées plus ou moins obliques, par rapport à l'axe de la fibre et séparées par des lignes claires, supposées isotropes, avait conduit les anciens histologistes (Margô (**1860**), Wagener (**1863**), Schwalbe

(1869), à admettre l'existence, dans ces fibres, d'une double striation oblique. Cette supposition était, du reste, parfaitement logique et en rapport avec la théorie de Brücke, sur la constitution de la substance contractile des fibres musculaires, qui régnait sans conteste à cette époque. Il est cependant facile de constater que ces fibres sont anisotropes dans leur ensemble et que la lumière polarisée n'y fait pas apparaître de parties sombres (isotropes) et claires (anisotropes) comme dans les fibres striées ordinaires (1).

Les figures LXXXI à LXXXV p. 446 qui représentent un système de fibrilles équidistantes, enroulées en hélices de même pas à la surface d'un cylindre et projetées sur un plan parallèle à l'axe de ce cylindre montrent nettement l'explication de l'apparence d'une double striation oblique pour ces fibres. C'est l'entrecroisement optique des fibrilles (brillantes) situées sur les faces opposées du cylindre qui délimite des mailles losangiques (sombres). Or, dans l'observation microscopique des fibres dissociées, on voit précisément la projection des fibrilles sur un plan parallèle à l'axe de la fibre. Suivant la mise au point, on voit plus nettement soit celles de la face la plus rapprochée de l'objectif, soit celles de la face la plus éloignée. On peut facilement constater, en effet, avec un fort grossissement, que l'un des systèmes de fibrilles est toujours plus net que l'autre et qu'on peut les mettre successivement au point en tournant la vis micrométrique avec précaution. Les mailles que l'on observe sont plus régulières que celles que l'on devrait voir théoriquement, en raison des déformations dues à la projection. Cela tient à ce que les fibres ont une section elliptique ou même rubannée et que les déformations dues à la projection sont alors très petites. De plus, ces déformations de projection sont encore diminuées par l'aplatissement que subissent les fibres dans les préparations dissociées.

(1) F. Vlès qui étudie spécialement les fibres musculaires à la lumière polarisée, m'a dit avoir observé que les fibrilles héliçoïdales sont anisotropes. Leur éclairement, en se communiquant à la masse du sarcoplasma qui est peu importante, le ferait paraître presque aussi éclairé qu'elles. C'est pourquoi ces fibres paraissent à peu près anisotropes dans leur ensemble.

L'angle de croisement apparent des fibrilles est en rapport, pour les fibres d'un muscle donné, avec le degré d'extension ou de relâchement dans lequel ce muscle a été fixé. Il est grand quand le muscle a été fixé en rétraction complète et dépasse parfois 100 degrés. Il est au contraire très petit quand le muscle a été fixé en extension complète et peut être réduit à 10 ou 15 degrés. Cet angle de croisement est assez constant pour les fibres d'une espèce d'Acéphale quand les muscles ont été fixés dans les mêmes conditions d'extension. Je montrerai plus loin (voir physiologie) que la grandeur de cet angle, pris dans des fibres provenant de muscles fixés dans les mêmes conditions d'extension, chez diverses espèces d'Acéphales (rétraction complète par exemple) est en rapport avec la rapidité de la contraction des muscles adducteurs de ces espèces.

Parmi les auteurs qui ont reconnu le trajet héliçoïdal des fibrilles dans les fibres dites *doublement striées obliquement* des muscles adducteurs des Acéphales, les uns (Engelmann, Knoll) ont admis l'existence de deux systèmes de fibrilles héliçoïdales enroulées en sens inverses et de même pas, tandis que les autres (Fol, Roule) n'ont admis qu'un seul système de fibrilles. Pour les premiers auteurs, les mailles losangiques sombres sont délimitées par l'entrecroisement apparent des deux assises de fibrilles situées sur la face de la fibre la plus rapprochée de l'objectif, tandis que pour les seconds, elles sont délimitées comme il vient d'être dit, c'est-à-dire par la vision simultanée (entrecroisement optique) des fibrilles situées sur les faces opposées de la fibre. L'examen des coupes colorées et plus spécialement celui des coupes transversales, permet seul de décider laquelle de ces deux interprétations est exacte.

1° Chez les *Solen* (*Ensis siliqua*, *Solen vagina*) et chez les *Cardium* (*C. Norvegicum*), les fibres ont une section très elliptique ou même le plus souvent rubanée, les fibrilles y sont réparties en une seule assise périphérique et, en raison de leur section un peu étendue dans le sens radial, elles occupent toute la masse des fibres (fig. 25, *C. Norvegicum* et fig. 4, 5, 6,

Ensis siliqua). Lorsque le muscle adducteur a été fixé en rétraction complète, en mettant au point la face la plus éloignée de l'objectif d'une coupe transversale de fibre, et en déplaçant progressivement la vis micrométrique pour mettre au point la face la plus rapprochée de l'objectif, les coupes optiques des fibrilles semblent se déplacer dans deux sens opposés, images qui ne peuvent s'expliquer que par l'existence d'un seul système de fibrilles enroulées en hélices dans le sens des flèches (fig. 6).

En examinant des coupes transversales de muscles adducteurs de ces Acéphales, colorées à l'hématoxyline ferrique, on voit que les fibrilles, très nettes, sont disposées en deux plans superposés où leurs directions sont conjuguées. La mise au point de l'un des systèmes, dans une région déterminée, est en effet toujours plus nette que celle de l'autre (fig. 11 et 12).

Ainsi, chez les *Solen*, les *Cardium* et peut-être quelques autres genres que je n'ai pas eu l'occasion d'examiner, les fibrilles, en forme d'étroites lames orientées dans la direction radiale de la section des fibres, sont disposées en un seul plan superficiel et enroulées en hélices de même pas à la périphérie de ces fibres. Elles offrent la même disposition que dans les fibres du manteau des Céphalopodes avec cette différence que, chez ces dernières, elles laissent au centre de la fibre une colonne axiale développée de protoplasma renfermant le noyau.

2° Chez presque tous les Acéphales (*Anodonta*, *Dosinia*, *Lutraria*, *Mactra*, *Ostrea*, *Tapes*, *Unio*, *Venus*, etc.), l'examen de coupes transversales colorées des muscles adducteurs montre que les fibres ont une section elliptique et que les fibrilles y sont réparties en plusieurs assises (au moins deux) dans toute leur masse (fig. 14, 20, 22 et 23). Dans les coupes longitudinales colorées, les fibres sont toujours très opaques (fibrilles serrées les unes contre les autres) et jamais on n'a d'images aussi nettes que chez les *Cardium* et surtout les *Solen*. On peut reconnaître cependant qu'il existe plusieurs systèmes conjugués de fibrilles, à direction oblique par rapport à l'axe des fibres, mais que le

système superficiel est seul à peu près nettement visible (fig. 13). L'examen direct de fibres dissociées donne des images bien plus nettes, car il n'existe pas de systèmes sous-jacents de fibrilles colorées donnant de l'opacité aux fibres, mais il ne permet pas d'y soupçonner l'existence de plusieurs assises de fibrilles (fig. 44 et 45).

Ainsi, il est établi que chez la plupart des Acéphales, la partie vitreuse des muscles adducteurs est formée de fibres dont les fibrilles, en plusieurs couches, sont enroulées en hélices dans leur intérieur. Quant à la question de savoir si les systèmes sont enroulés dans le même sens ou en sens inverse deux à deux, je ne crois pas pouvoir la trancher d'une façon définitive. Cependant, en raison de ce fait que dans les muscles adducteurs rétractés, les fibres sont très rarement tortillées en tire-bouchon, ce qui a lieu fréquemment chez les Céphalopodes et chez les *Solen*, je suis porté à admettre que les systèmes de fibrilles sont enroulés en hélices de même pas, mais de sens inverses deux à deux.

3° *Fibres à fibrilles striées parallèles à leur axe.* Chez les Anomies, les Limes, les *Pecten*, et les Spondyles, les fibres, dissociées, présentent des striations diverses qu'on peut ramener aux quatre types suivants :

a) Striation transversale type avec disques sombres et bandes claires coupées par des disques minces. Dans l'épaisseur d'une même fibre, les striations transversales peuvent être en discordance sur une certaine étendue (*Pecten*, *Anomie*).

b) Striation oblique due à la présence des mêmes éléments, mais disposés dans les fibrilles voisines en rangées obliques par rapport à l'axe de la fibre (fréquent chez Anomie, *Pecten*, plus rare chez Lime, Spondyle).

c) Striation en chevrons constituée par deux striations obliques voisines dont les directions sont inverses (*Pecten*, Lime, Anomie).

d) Striation doublement oblique grossière et irrégulière alternant avec une striation transversale, oblique ou en chevrons

(Anomie, Spondyle, parfois Lime, très rare chez *Pecten*).

Il faut noter que dans la même fibre, ces quatre espèces de striations peuvent exister dans les différentes régions (fréquent chez Anomie, plus rare chez Spondyle et surtout Lime (fig. 2 et 3). L'examen de coupes colorées permet d'expliquer facilement ces apparences de striations très différentes.

Les coupes transversales montrent que les fibres sont formées par la juxtaposition de petites colonnettes musculaires à section rubanée dont les fibrilles constitutives très serrées les unes contre les autres, sont le plus souvent très peu distinctes. Le sarcoplasma de ces fibres est donc très réduit par rapport à la masse des fibrilles, beaucoup plus que dans les muscles striés des Vertébrés (fig. 30, 31, 33, 37 et 39).

Les coupes longitudinales montrent également que les fibres sont formées par la juxtaposition de petites colonnettes musculaires striées qui, après avoir cheminé côte à côte sur un certain trajet, se séparent ensuite, soit pour aller s'unir à d'autres et former de nouvelles fibres, soit pour se terminer librement etc... Ainsi est constitué le réseau des fibres constitutives des muscles adducteurs des Acéphales dont il vient d'être question.

Les colonnettes musculaires, toujours de petites dimensions, sont parfois réduites à quelques fibrilles. Elles présentent une striation ordinaire, c'est-à-dire formée par l'alternance régulière de disques sombres et de bandes claires coupées par des disques minces. Ces derniers sont très ténus et parfois il est difficile de les apercevoir, spécialement chez les Anomies (1). Pour bien les mettre en évidence, il est nécessaire de fixer les muscles en extension complète et d'employer la double coloration à l'hématoxyline ferrique éosine. Chez les Anomies, les *Pecten*, la hauteur de l'élément musculaire (distance entre deux disques minces consécutifs) est analogue à celle des fibres striées des Vertébrés, mais chez les Limes et les Spondyles

(1) Dans un travail préliminaire « Note sur la structure des muscles d'*Anomia ephippiu* *C. R. Acad. d. Sc.*, août 1904 », je n'avais pu observer les disques minces dans les fibres.

elle est bien plus grande. Pour les muscles fixés en extension complète, j'ai obtenu les mensurations suivantes :

Pecten maximus 2 μ. *Anomia ephippium* 2 μ.

Lima inflata 5μ,5 *Spondylus gœderopus* 6μ,5.

Dans chaque colonnette musculaire, ou bien les éléments correspondants des fibrilles sont situés exactement au même niveau et on a une striation transversale ; ou bien ils sont disposés en bandes obliques par rapport à la direction de la colonnette et on a une striation oblique simple ; ou bien enfin ces éléments chevauchent les uns par rapport aux autres dans le sens longitudinal et on a alors une striation doublement oblique irrégulière. Je vais montrer comment la juxtaposition de ces trois types de colonnettes donne les quatre espèces de striation signalées plus haut et que l'on peut rencontrer dans les fibres.

Si les colonnettes, striées transversalement sont juxtaposées de telle sorte que leurs éléments correspondants soient situés exactement au même niveau, la fibre aura une striation transversale type (fig. 10, *Pecten maximus* et fig. 35, *Spondylus gœderopus*). Si ces colonnettes sont jutaxposées de telle sorte que leurs éléments correspondants soient situés à des niveaux différents, la fibre aura une striation transversale discordante (fig. 29 droite, *Pecten maximus*, fig. 3, *Anomia ephippium*).

Si les colonnettes, striées obliquement, sont juxtaposées de telle sorte que les directions des éléments soient inverses, la fibre aura une striation doublement oblique ou en chevrons (fig. 29 gauche, *Pecten maximus*, fig. 32 *Anomia ephippium*). D'ailleurs, des colonnettes striées transversalement peuvent s'associer avec des colonnettes striées obliquement (fig. 32 gauche, *Anomia ephippium*, 29 droite, *Pecten maximus*).

Enfin, si des colonnettes à striation doublement oblique (à fibrilles chevauchées dans le sens longitudinal) sont juxtaposées, la fibre aura une striation d'un aspect particulier rappelant parfois celui d'une natte de cheveux tressée à trois brins

(fig. 35 et 36 *Spondylus gœderopus* et fig. 38 *Lima inflata*). Une colonnette à striation doublement oblique irrégulière pourra d'ailleurs être associée à des colonnettes striées transversalement ou obliquement.

On comprend ainsi pourquoi les fibres des muscles adducteurs des Anomies, Limes et Spondyles ont des aspects si variables et pourquoi les auteurs qui les ont étudiées ont émis des hypothèses si différentes pour les expliquer.

Phénomènes de dégénérescence des fibres dans les muscles adducteurs.

Lebert (**1850**) a signalé, dans les muscles adducteurs de *Mytilus edulis*, des éléments ovoïdes un peu allongés qu'il considéra comme des fibres jeunes. Plus tard, Margó (**1860**) observa aussi, entre les fibres musculaires des Mollusques, des corps fusiformes qu'il regarda comme des *sarcoplastes* desquels naissent, par accroissement, de nouvelles fibres musculaires.

Schwalbe (**1869**) confirma les données de Margó et décrivit, dans les muscles adducteurs de *Mytilus edulis*, des corps fusiformes brillants, striés longitudinalement. Mais, comme cet auteur ne put observer de noyau dans leur intérieur et que Margó n'en avait pas représenté non plus dans ses figures, il ne se prononça pas sur leur nature. Depuis cette époque déjà lointaine, ces formations n'ont pas été signalées à nouveau par les auteurs qui ont étudié la structure des muscles adducteurs des Acéphales (Engelmann, Blanchard, Tourneux et Barrois, Fol et Roule).

En étudiant la structure des muscles adducteurs des Acéphales, j'ai eu l'occasion d'observer ces singuliers éléments chez un grand nombre d'entre eux et comme, dans les dissociations, ils présentent toutes les formes de transition vers les fibres musculaires adultes, je les avais d'abord considérés, après Lebert et Margó, comme des *myoblastes* ou jeunes fibres

musculaires en voie de développement (1). Des recherches ultérieures m'ont fait abandonner complètement ma première opinion et m'ont conduit à admettre que ces éléments sont tout simplement des fragments de fibres musculaires en voie de destruction ou *sarcolytes*.

Tout d'abord, l'absence de noyau, déjà constatée par d'autres auteurs, aurait dû me mettre en garde contre cette première interprétation. D'autre part, j'ai constaté que les fibrilles de ces prétendus sarcoplastes ont une affinité très faible pour l'hématoxyline ferrique et qu'elles se colorent très mal alors que les fibrilles musculaires normales prennent fortement cette coloration. Ce fait montre que les fibrilles ont déjà subi un certain degré de dégénérescence bien qu'elles aient cependant encore conservé leur pouvoir réfringent spécial (voir Pl. XI, fig. 51 et 55 que l'on comparera respectivement aux fig. 17 et 12, Pl. X).

Dans les coupes transversales de muscles adducteurs colorées à l'hématoxyline ferrique-éosine, la présence des sarcolytes est très facile à remarquer. Ils ont une teinte gris rosé à peu près uniforme tandis que les fibres ont une teinte noire uniforme ou rose grisâtre avec un pointillé grossier noir intense dû aux fibrilles (fig. 4, fd ; fig. 5 et 6). Dans le petit muscle nacré du *Pecten maximus* dont les fragments sont dissociés incomplètement par l'acide azotique à 20 pour 100, ils se présentent sous forme de corps sphéroïdaux, ovoïdes, naviculaires ou fusiformes, striés finement dans le sens longitudinal et disposés en files entre les fibres musculaires ordinaires (fig. 50). Les coupes longitudinales de ce même muscle, colorées à l'hématoxyline ferrique, montrent dans ces sarcolytes des fibrilles assez mal colorées (fig. 51). Je n'ai jamais pu y observer de noyau. Les dimensions de leurs formes extrêmes sont les suivantes : diamètre, 5 à 25 μ ; longueur, 6 à 100 μ.

J'ai observé des sarcolytes analogues dans les parties nacrées

(1) Note sur le développement des fibres musculaires dans les muscles adducteurs des Lamellibranches. *Bull. Soc.* d'hist. nat. du Doubs, 1904.

des muscles adducteurs de *Cardium Norvegicum* (fig. 59), *Cardium edule*, *Mactra glauca*, *Mya truncata*, (fig. 57 et 58), *Mytilus edulis*, *Tapes decussatus* et dans les parties vitreuses ayant une structure comparable à celle des parties nacrées (*Mytilus edulis*, *Mya truncata*).

Dans les parties vitreuses des muscles adducteurs où les fibres sont munies de fibrilles héliçoïdales, j'ai observé des sarcolytes avec des fibrilles présentant la même disposition et dont l'angle de croisement est souvent voisin de 100 degrés. Ces fibrilles, qui ont conservé toute leur réfringence, ont cependant perdu en grande partie leur affinité pour certaines matières colorantes (hématoxyline ferrique) (fig. 55, *Ensis siliqua*). Ces sarcolytes sont en général de petites dimensions, mais parfois ils ont une très grande longueur (fig. 52, 53, 54, *Ensis siliqua;* fig. 56, *Lutraria elliptica;* fig. 60, *Cardium Norvegicum*).

Je dois dire enfin pour terminer, que les sarcolytes sont surtout nombreux, dans les muscles adducteurs des Acéphales, vers la fin de l'hiver et qu'en été ils sont beaucoup plus rares. Je n'en ai pas rencontré dans les muscles formés de fibres striées anastomosées en réseaux (*Anomia*, *Lima*, *Pecten*, *Spondylus*).

III. — Physiologie

CHAPITRE I

HISTORIQUE

Les anciens zoologistes, d'après Bronn (**1862**, p. 360), avaient déjà reconnu l'existence de deux parties d'aspect différent dans les muscles adducteurs des Acéphales, auxquelles ils attribuaient des fonctions spéciales. D'après eux, tandis que la partie musculaire proprement dite (vitreuse) opère la fermeture de la coquille et par son relâchement permet son ouverture, la partie ligamenteuse (nacrée) oppose une limite fixe au degré de sa capacité d'ouverture complète et cela même quand, après

la mort de l'animal, la partie musculaire est déjà entièrement putréfiée.

Coutance (**1878** *a*) fait une étude surtout physiologique des muscles adducteurs des Acéphales et spécialement de celui de *Pecten maximus*. Voici un résumé de ses principales observations chez ce dernier Mollusque :

1° Dans les conditions de vie normale, les valves bâillent la plupart du temps et leur fermeture rapide se produit assez rarement, en général pour éloigner des corps étrangers inertes ou vivants qui s'introduisent fréquemment entre elles, ou des ennemis (Crustacés, Etoiles de mer) qui voudraient le manger.

2° La fermeture des valves nécessite un effort constant assez considérable de la part du muscle adducteur qui doit vaincre la résistance élastique du ligament (660 grammes pour un *Pecten* dont la valve plane à 10 c.m. de la charnière à la partie du bord libre la plus éloignée). Cet effort est réalisé de deux manières : 1° par une structure organique des fibres qui naturellement tendent à retenir les valves mais avec une puissance moindre que celle qui existe dans la charnière ; 2° par une force de contraction surajoutée et dépendante de la volonté de l'animal.

3° La fermeture rapide des valves et son maintien sont réalisées respectivement par chacune des parties du muscle adducteur. La partie translucide, formée de fibres striées, produit une très rapide fermeture des valves mais qui est de courte durée, sa contraction ne pouvant vaincre la traction exercée par le ligament que d'une façon momentanée. La partie blanc nacré, formée de fibres lisses, ne peut au contraire produire cette fermeture que lentement, mais en revanche elle peut la maintenir bien plus longtemps en luttant contre la traction qu'exerce sur lui l'élasticité du ligament. Ces propriétés peuvent être résumées par les quelques mots suivants : « *Le muscle strié ramène, le muscle lisse retient.* »

4° Le muscle adducteur et spécialement sa partie nacrée

peut s'opposer à l'ouverture violente des valves avec une grande énergie. Chez un *Pecten* adulte de 85 grammes, dont le muscle adducteur pesait 26 grammes, l'ouverture ne put être produite que par une force de 10 kg. 400 appliquée un peu en avant de la surface d'insertion de ce muscle adducteur, laquelle avait amené sa rupture soudaine dans l'état de contraction.

5° L'ouverture spontanée des valves est très lente et se fait par relâchement graduel du muscle contracté, spécialement de sa partie nacrée.

6° Après désinsertion du muscle adducteur à l'une des valves, on constate que la partie vitreuse arrive à son état de repos en s'allongeant et la partie nacrée en se raccourcissant. La partie vitreuse peut encore se contracter sous l'influence d'un courant d'induction tandis que la partie nacrée demeure insensible, étant arrivée à son état de contraction statique.

7° Chez les autres Acéphales (Anomie, *Cardium*, Huîtres, Moules, Pétoncles, *Venus*), les muscles adducteurs sont formés de deux parties dont les fonctions sont analogues à celles des parties correspondantes de celui du *Pecten* sans avoir entre elles une différence de structure aussi marquée.

La même année, Jhéring (**1878** *b*) répète les expériences de Coutance sur le muscle adducteur des *Pecten varius* et *Pecten glaber* et il arrive à des résultats analogues. Selon lui, la partie ligamenteuse (nacrée) agit comme antagoniste du ligament des valves et maintient la fermeture complète de la coquille, tout en pouvant seule produire cette fermeture quoique très lentement. La partie musculeuse (translucide), au contraire, sert à la fermeture spontanée et rapide des valves, mais seule elle ne peut la maintenir que pendant une courte durée.

Plateau (**1884**) a déterminé, pour un assez grand nombre d'Acéphales, la *force absolue* des muscles adducteurs, soit totale, soit rapportée à une section de un centimètre carré, et il a vu que cette force était en général comparable à celle que peuvent développer les muscles des Vertébrés. Je reviendrai plus loin,

dans l'exposé de mon travail proprement dit, sur les résultats de ces recherches (1).

Fick (**1863**) puis Biedermann (**1895**) ont fait quelques recherches sur le mode de contraction des muscles adducteurs de l'Anodonte sous l'influence des courants électriques, mais seulement lorsque ceux-ci, à la suite de l'éviscération de l'animal, avaient perdu plus ou moins complètement leur tonicité.

Fick s'est servi du muscle adducteur postérieur de l'Anodonte qu'il excitait dans les régions d'insertion aux valves, celles-ci étant encore unies par leur ligament élastique ou par un ligament artificiel. Voici les principaux résultats qu'il a obtenus :

1° L'excitation du muscle adducteur est produite par la fermeture suivie de l'ouverture d'un courant ou réciproquement, quand ces modifications se produisent avec une certaine rapidité. Lors de rapides interruptions d'un courant continu ou par des courants alternatifs, il faut une intensité considérable de ces courants pour obtenir une excitation marquée.

2° Le muscle adducteur est complètement insensible aux secousses rapides d'un appareil d'induction (2).

3° L'interruption d'une série de secousses électriques se suivant périodiquement excite le muscle, quand même l'intervalle des secousses consécutives atteint de grosses fractions de seconde. Ces secousses périodiquement répétées et interrompues se comportent comme l'ouverture d'un courant constant, lequel n'a cependant pas plus d'effet que les secousses isolées.

4° Au point de vue de la durée des différentes phases de sa contraction, le muscle adducteur se comporte comme les muscles lisses des animaux supérieurs. Sous l'influence de la fatigue provoquée par des excitations répétées, la durée des différentes phases de sa contraction augmente notablement.

5° Ces muscles suivent la loi de la sommation des excitations faibles, incapables de provoquer isolément une contraction.

(1) Plateau a employé une méthode analogue, quoique plus perfectionnée, à celle de Vaillant, dans ses recherches sur les Tridacnes (**1865**).

(2) J'ai obtenu des résultats contraires sur les muscles adducteurs de divers Acéphales, déjà insensibles aux excitations mécaniques (piqûres).

6° Enfin, sous l'influence d'un excitant donné, la contraction est d'autant plus grande que les poids tenseurs sont plus considérables, du moins jusqu'à une certaine limite. Cette singulière propriété, en contradiction avec ce que l'on observe sur les muscles striés, provient probablement, d'après Fick, de ce que la distension de ces muscles augmente leur excitabilité (1).

Biedermann a repris cette étude avec des méthodes plus perfectionnées et il a obtenu des résultats différents suivant que la tonicité des muscles adducteurs était plus ou moins abolie au moment des expériences. Voici ses conclusions :

Muscles relâchés à peu près complètement, n'ayant plus de tonicité.

1° La fermeture d'un courant constant suivie de son ouverture avant ou dès que le maximum du raccourcissement du muscle est atteint, détermine une secousse musculaire analogue à celle que l'on obtiendrait avec un muscle strié, à part la lenteur beaucoup plus grande de ses différentes phases.

2° La grandeur de la contraction est indépendante de la durée de fermeture du courant quand celui-ci est ouvert avant que le maximum du raccourcissement soit atteint.

3° Si le courant n'est pas ouvert, il détermine une contraction permanente avec raccourcissement maximum pouvant durer plusieurs minutes, même si ce courant a une faible intensité.

4° La loi de l'excitation polaire est applicable à ces muscles. Lors de la fermeture d'un courant de pile sur un muscle adducteur relâché, c'est la moitié *cathodique* (en rapport avec le pôle —) qui se contracte, tandis qu'à l'ouverture au contraire c'est la moitié *anodique* (en rapport avec le pôle +) qui se contracte. Mais, il ne se produit pas d'ondes de contraction se propageant rapidement dans toute la longueur du muscle comme dans le cas des muscles striés ; il se produit seulement une contraction durable plus ou moins limitée au lieu qui correspond à l'excitation.

(1) Dans les conditions physiologiques (muscles frais ayant toute leur tonicité), je suis arrivé à des résultats inverses.

5° Avec des courants alternatifs, la durée de fermeture influe, jusqu'à une certaine limite, sur l'intensité de la contraction.

6° Il faut une assez longue durée de fermeture d'un courant alternatif pour que l'ouverture de ce courant donne une contraction visible.

Muscles non complètement relâchés, ayant encore de la tonicité.

1° Ces muscles se montrent complètement insensibles aux courants d'induction. Biedermann rappelle que Fick sur les muscles lisses des Mollusques (adducteurs de l'Anodonte), Engelmann sur l'uretère du lapin, ont constaté que les courants d'induction (bobine) d'une courte durée n'ont aucune action, alors que dans les mêmes conditions, un muscle de Grenouille entre en violent tétanos. Il faut à ces courants une certaine durée pour agir.

2° La fermeture d'un courant constant ne produit pas de raccourcissement ou un raccourcissement très faible et très lent, alors que son ouverture produit une contraction notable. (Résultat contraire à celui obtenu avec un muscle complètement relâché).

3° La grandeur de l'excitation de fermeture quand elle existe, et en tout cas celle d'ouverture, diminuent rapidement d'intensité avec des excitations répétées.

4° Un fort courant (10 Daniell) donnant des excitations rythmées, produit une série de raccourcissements correspondants (tétanos incomplet), suivie à l'ouverture du courant d'un nouveau raccourcissement assez considérable. Il est produit vraisemblablement par l'addition latente des excitations d'ouverture restées inefficaces isolément.

Jolyet et Sellier (**1899**) ont répété les expériences de Coutance et Jhéring sur le muscle adducteur de *Pecten maximus* et en ont confirmé les résultats. De plus, à l'aide du myographe et du cylindre enregistreur de Marey, ils ont inscrit les courbes de la contraction de chacune des deux parties de ce muscle.

Enfin (**1904** *b*) j'ai fait des expériences analogues à celles de ces derniers auteurs sur le *Pecten maximus* et l'*Ostrea edulis*.

Chez ce dernier Mollusque, j'ai pu déterminer en outre (**1904** *c*) le rôle qu'ont l'élasticité et la tonicité de la partie nacrée du muscle adducteur dans la rapidité de la fermeture des valves. Comme confirmation du rôle attribué déjà par les zoologistes à la partie nacrée des muscles adducteurs, j'ai constaté l'absence de cette partie chez les Acéphales dont les valves bâillent habituellement et qui n'ont besoin de fermer celles-ci que momentanément, vivant enfoncés dans le sable à une certaine profondeur (*Lutraria elliptica*, Pholades, *Solen*).

Contrairement à l'opinion d'Engelmann, j'ai montré (**1904** *d*) que la contraction des fibres des muscles adducteurs se produit par suite d'un raccourcissement des fibrilles dans le sens de leur longueur et que la disposition héliçoïdale de ces dernières favorise soit la rapidité, soit le degré de la contraction. De plus, en comparant les modes de contraction de ces muscles dans les conditions physiologiques chez un grand nombre d'Acéphales, j'ai pu constater que la rapidité de la contraction est liée, dans une certaine mesure, à la grandeur de l'angle de croisement des fibrilles, prise dans les fibres fixées dans des conditions identiques. J'ai aussi déterminé (**1905** *b*) les conditions dans lesquelles les muscles adducteurs peuvent accomplir le maximum de travail mécanique dans un temps donné. Je dois également signaler qu'Anthony (**1905** *a*) a observé une particularité intéressante dans le mouvement des valves de certains Acéphales et consistant en ce que celles-ci, au lieu de s'élever et de s'abaisser suivant les mêmes plans, accomplissent une sorte de mouvement de bascule autour d'un axe dorso-ventral passant par le ligament élastique. Il attribue au mode de contraction des muscles adducteurs qui produit ce mouvement un rôle important dans la morphogénie de leur charnière. J'aurai à revenir sur ce point dans mon exposé proprement dit, ayant repris les expériences de cet auteur par une méthode plus précise (**1906** *a*).

CHAPITRE II

Fonctions des muscles adducteurs.
Rôle de leurs deux parties constitutives.

Les muscles adducteurs des Acéphales remplissent une double fonction : celle de fermer plus ou moins rapidement les valves et celle de les maintenir plus ou moins longtemps dans cette position en luttant contre l'élasticité du ligament qui tend constamment à les ouvrir. J'ai cherché à déterminer d'une façon précise, par la méthode graphique, quel est l'état des muscles adducteurs pendant la vie normale de ces Mollusques. c'est-à-dire suivant quel rythme se succèdent les états d'ouverture des valves et de leur fermeture.

L'observation courante permet de constater que les Mollusques Acéphales ont des périodes alternatives plus ou moins longues de fermeture et d'ouverture de leurs valves. On peut constater par exemple que les *Cardium*, les Mactres, les Myes et surtout les Lutraires, les *Pecten* et les *Solen* ont leurs valves presque constamment bâillantes, tandis que les Anodontes, les Huîtres, les Moules, les *Tapes* les *Venus* et surtout les Dosinies les ont presque constamment fermées. Il m'a paru intéressant de rechercher s'il n'y a pas un certain rythme dans les durées des périodes d'ouverture et de fermeture des valves et si, pendant les périodes d'ouverture de ces valves, les muscles adducteurs sont complètement au repos ou bien au contraire sont le siège de contractions et de relâchements alternatifs incomplets, amenant de faibles et lents mouvements des valves passant inaperçus à la simple observation.

J'ai employé la méthode suivante : « On fixe l'une des valves du Mollusque sur un bloc de fer ou de plomb à l'aide de poix de Bourgogne. Près du bord libre de l'autre valve, on perce au foret un petit trou et on y introduit un fil que l'on lie solidement à l'extrémité inférieure d'une tige verticale légère dont l'autre extrémité est reliée elle-même à la courte branche d'un levier

horizontal du premier genre, très mobile, et dont la longue branche est munie d'une plume qui se déplace suivant la génératrice d'un cylindre vertical, mû par un mouvement d'horlogerie. On plonge le bloc métallique dans une cuvette contenant de l'eau douce ou de l'eau de mer suivant le cas et qui pourra être renouvelée si besoin est. Les ouvertures et les fermetures de la valve restée mobile se traduiront respectivement par des descentes et des élévations de la plume qui, en raison du mouvement du cylindre, traceront des lignes descendantes et montantes plus ou moins obliques. Pour étudier dans leur ensemble les durées relatives des périodes de fermeture et d'ouverture des valves, on prend un cylindre faisant un tour en une semaine (le cylindre du thermomètre ou du baromètre enregistreur de Richard convient très bien). Pour étudier plus en détail les particularités des périodes de fermeture et d'ouverture, on prend un cylindre faisant un tour en 13 heures ou une glissière enfumée se déplaçant de quelques millimètres par seconde. L'amplification du levier la plus convenable m'a paru être 2,5. » (Voir fig. XXXII).

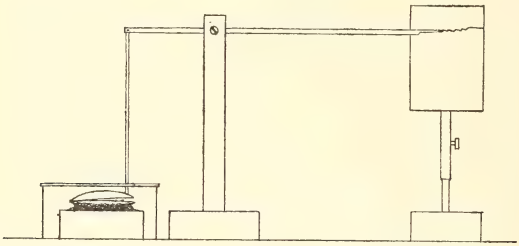


Fig. XXXII. Appareil destiné à enregistrer les mouvements d'ensemble des valves des Acéphales.

Mes recherches ont porté sur les espèces suivantes :

Anodonta Cygnea, *Cardium edule*, *Dosinia exoleta*, *Lutraria elliptica*, *Mya truncata*, *Mytilus edulis*, *Ostrea edulis*, *Tapes decussatus*, *Unio tumidus*, *Venus verrucosa* (1). Voici les conclusions auxquelles elles m'ont conduit :

(1) Mes expériences sur les Mollusques marins ont été faites à Besançon dans de l'eau de mer artificielle où la plupart vivent d'ailleurs aussi bien que dans l'eau de mer naturelle, au moins pendant une huitaine de jours et s'y comportent de la même façon, ainsi que je m'en suis assuré.

1° Un Acéphale ayant vécu un certain temps hors de l'eau et mis en expérience ne tarde pas en général à exécuter des mouvements d'ouverture et de fermeture d'un rythme assez régulier.

L'amplitude de ces mouvements est en général assez grande au début et elle diminue ensuite peu à peu. Parfois cependant c'est le contraire qui se produit. Le rythme de ces mouvements est d'abord assez rapide (1 à 5 et même parfois jusqu'à 7 par quart d'heure), puis il devient de plus en plus lent (1 par heure ou même par plusieurs heures). Dans d'autres cas, le rythme primitif se maintient à peu près constamment. Après une période d'arrêt plus ou moins longue, une nouvelle série de mouvements analogues recommence jusqu'à ce que les valves atteignent leur position habituelle (ouverture ou fermeture), mais leur nombre est en général moins grand qu'au début de l'expérience.

2° Chez les Acéphales dont les valves sont le plus habituellement fermées (Anodonte, *Cardium*, Huître, *Tapes*, *Unio*, *Venus*), la diminution d'amplitude des mouvements porte sur l'ouverture, de sorte que peu à peu les valves arrivent à être à peu près complètement en contact, la distance entre leurs bords antérieurs ou postérieurs atteignant ½ à 1 millimètre au plus. Elles exécutent alors et à intervalles plus ou moins éloignés de très faibles mouvements d'ouverture et de fermeture de même amplitude qui finissent par cesser peu à peu (Anodonte), ou bien, dès que les valves ont été rapprochées presque complètement, ces mouvements cessent brusquement (Huître, *Tapes*, *Unio*, *Venus*). Chez le *Cardium edule*, les mouvements présentent une grande irrégularité dans leur rythme et dans leur amplitude.

3° Chez les Acéphales dont les valves sont le plus habituellement ouvertes (Lutraire, Mye, *Solen*), la diminution d'amplitude des mouvements porte au contraire sur la fermeture de sorte que les valves bâillent de plus en plus jusqu'à arriver à une position limite à partir de laquelle la fermeture et l'ouver-

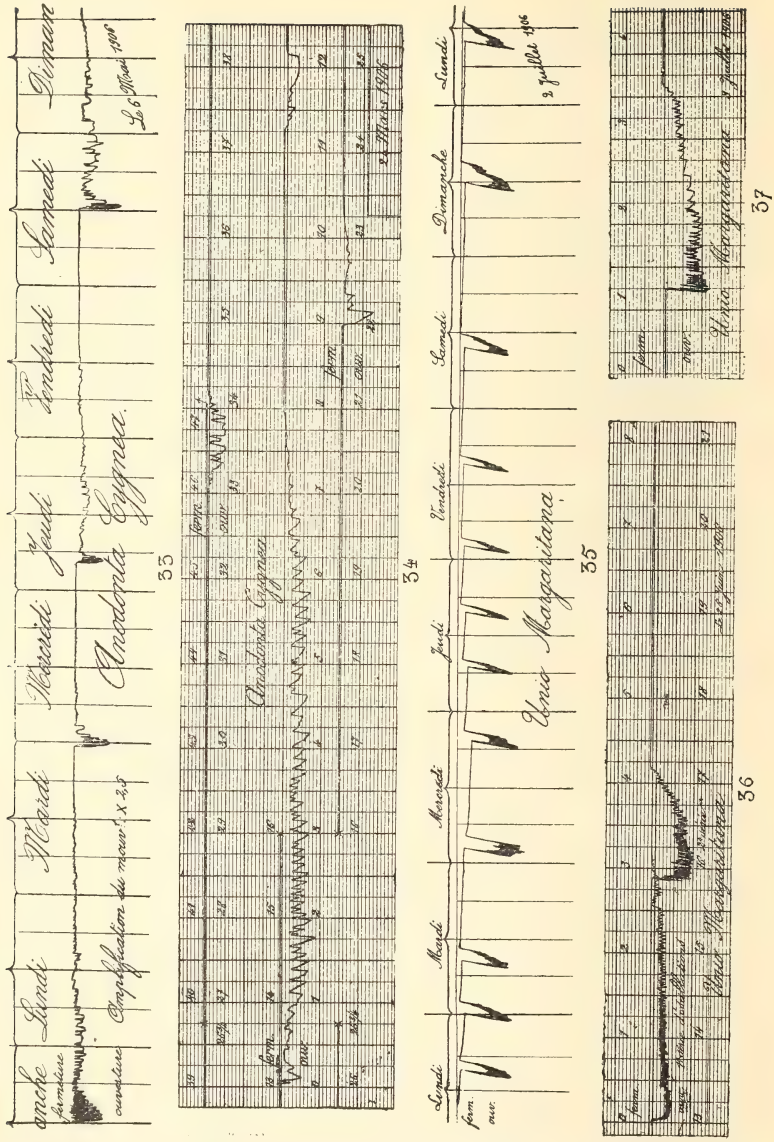


FIG. XXXIII à XXXVII. (réduites de 1/2). Rythme des mouvements de fermeture et d'ouverture de divers Acéphales placés autant que possible dans les conditions physiologiques. Les fig. 33 et 35 montrent l'ensemble de ces mouvements pendant une semaine ; les autres montrent le détail des périodes où les mouvements d'ouverture et de fermeture sont fréquents. Le temps est marqué en heures dans ces dernières. Amplification des mouvements de la valve mobile = 2,5. Dans la fig. 34, à 16 h. et à 26 h. 3/4, on a modifié la position en hauteur du cylindre pour que les tracés n'empiètent pas les uns sur les autres.

ture ont la même amplitude et se produisent à intervalles plus ou moins éloignés (1).

4° Les mouvements de fermeture sont en général presque aussi rapides que ceux que l'on provoque par excitation mécanique des bords du manteau, tandis que les mouvements d'ouverture sont excessivement lents (d'une minute à 3/4 d'heure suivant l'amplitude). Ces derniers mouvements sont en général continus, mais parfois ils présentent des périodes d'arrêt assez courtes, ils sont saccadés, phénomène à peu près constant et très net chez le *Pecten varius*.

Ces conclusions ressortent nettement des séries de graphiques que j'ai obtenus et dont je reproduis ici (réduits de moitié) quelques-uns des plus caractéristiques. Les temps y sont indiqués en heures, sauf dans deux où ils sont marqués en jours. (Voir fig. XXXIII à XLI).

Ainsi, alors que les valves d'un Acéphale, presque fermées ou largement ouvertes, paraissent immobiles à la simple observation, elles exécutent à partir de cette position (spécialement l'ouverture) des mouvements d'ouverture et de fermeture incessants dont l'amplitude et le rythme sont variables. Il résulte de ce fait que les muscles adducteurs des Acéphales ne sont à aucun moment au repos complet, tendus plus ou moins par la résistance élastique du ligament interne plus ou moins déformé, ils la surmontent plus ou moins complètement et à intervalles assez réguliers. Le ligament joue en somme, vis-à-vis de ces muscles, le rôle de muscles antagonistes contrariant constamment leur action, mais avec une intensité variable. Ces conditions de distension constante, avec contractions et relâchements intermittents, sont nécessaires à la vie des muscles adducteurs et le grand principe de physiologie générale « tout organe qui ne travaille pas s'atrophie » trouve là une éclatante confirmation.

(1) Les Moules, qui cependant conservent leurs valves fermées très facilement et pendant assez longtemps, se comportent souvent comme les Acéphales dont les valves bâillent habituellement. Les Dosinies qui peuvent vivre pendant 20 à 30 jours dans l'eau de mer artificielle, ne s'ou-

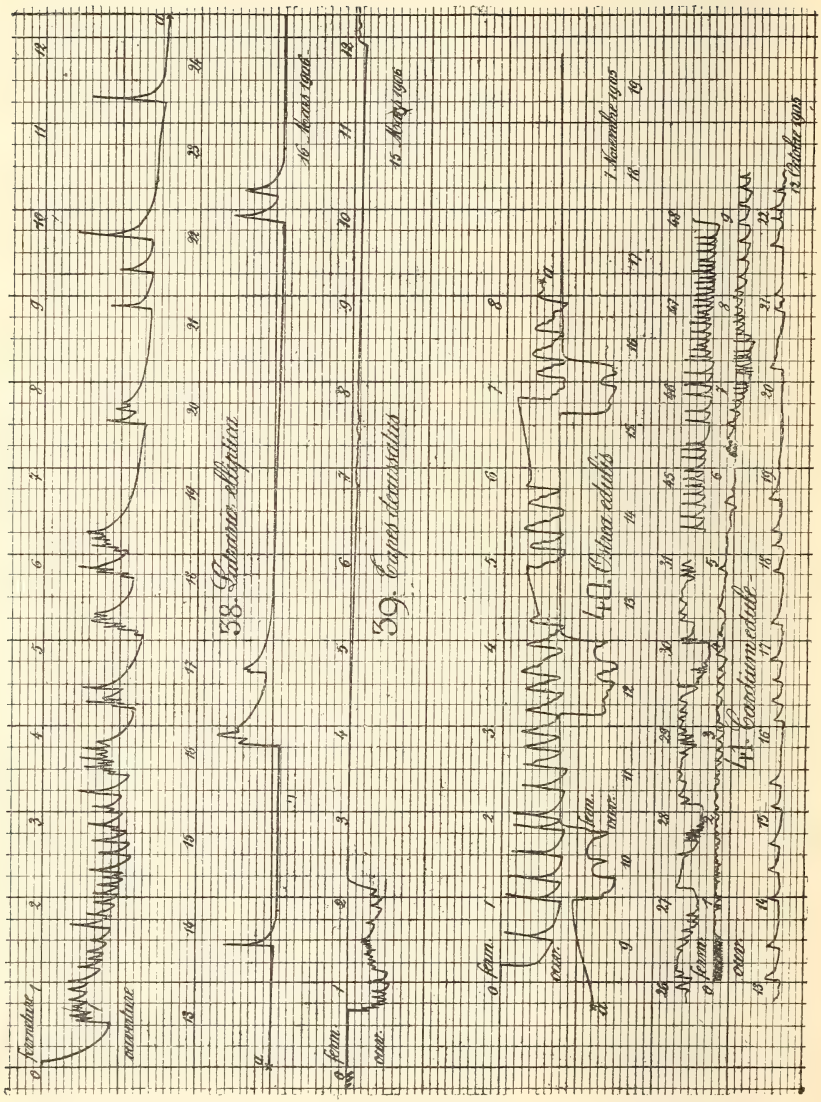


FIG. XXXVIII à XLI (réduites de 1/2). Rythme des mouvements de fermeture et d'ouverture de divers Acéphales placés autant que possible dans les conditions physiologiques. Le temps est marqué en heures. Amplification des mouvements du bord de la valve mobile = 2,5. Dans les figures 38, 40 et 41 on a modifié la position en hauteur du cylindre pour le même motif que précédemment

La plupart de ces Acéphales sortis de l'eau maintiennent leurs valves complètement fermées aussi longtemps qu'ils le peuvent pour ne pas laisser échapper l'eau qu'elles renferment et qui est nécessaire à l'entretien de leur vie. Dans ces conditions, leurs muscles adducteurs résistent à un effort souvent considérable et pendant un temps parfois très long, ainsi que le montre le tableau VI qui indique, pour différents Mollusques retirés de l'eau, le nombre de jours pendant lesquels ils peuvent rester fermés (1) et l'effort musculaire constant total ou rapporté à un centimètre carré de surface de section que doit développer la contraction de leurs muscles adducteurs.

TABLEAU VI

NOM DES MOLLUSQUES	Nombre de jours pendant lesquels ils peuvent rester fermés	Surfaces de la section droite des muscles adducteurs évaluées en cent. carrés.		Efforts musculaires évalués en grammes par centimètre carré de section		
		Totale	Partie nacrée	Totaux	Rapportés à la surface totale	Rapportés à la surface de la partie nacrée
Anodonta Cygnea.	2 à 3	0,80	0,35	100	125	285,7
Cardium edule...	5 à 8	0,35	0,06	25	71,5	416,6
» *Norvegicum.*	4 à 6	0,90	0,23	130	144,4	565,2
Dosinia exoleta..	20 à 30	0,85	0,33	800	941	2400
Gryphea angulata	20 à 30	1,15	0,37	210	182,6	567,5
Mytilus edulis...	6 à 8	0,50	0,20	490	980	2450
Ostrea edulis....	20 à 30	1,30	0,58	325	250	560,3
Pecten maximus.	2 à 3	10,20	1,20	500	49	416,6
Unio tumidus...	2 à 3	0,87	0,23	225	259	978,3

En examinant ce tableau, on voit qu'il serait anti-physiologique de supposer que les muscles adducteurs font équilibre

vrent que très rarement en exécutant des mouvements d'oscillation faibles. Il serait intéressant de savoir comment elles se comportent dans les conditions physiologiques.

(1) Les Mollusques, retirés de l'eau, étaient disposés à plat et collés sur une planche à la glu marine ou à la poix de Bourgogne, le bord de la valve supérieure en contact avec l'extrémité libre d'une allumette articulée par son autre extrémité à un support vertical fixe (bouchon de liège). Tant que l'allumette n'avait pas bougé, on en concluait que le Mollusque était resté fermé. Pour éviter la dessication, on recouvrait le tout d'une cloche sous laquelle on mettait également une éponge mouillée. Certains Mollusques s'étant ouverts une première fois se refermaient ensuite pour se rouvrir encore et ainsi de suite jusqu'à leur mort définitive (*Anodonta, Cardium, Mytilus Pecten*). D'autres ne s'ouvraient qu'au moment de leur mort (*Dosinia, Gryphea, Ostrea*). Dans le tableau qui suit, on a compté seulement le temps jusqu'à leur première ouverture. Les expériences ont été faites vers la fin de l'hiver 1905-1906.

à la résistance élastique du ligament qui est parfois considérable, par une contraction active volontaire. On pourrait aussi se demander pourquoi la nature n'a pas réalisé une disposition plus avantageuse pour éviter cette inutile dépense d'énergie.

Il y a donc lieu de rechercher comment ces muscles arrivent à remplir leur double fonction, celle de fermer plus ou moins rapidement les valves quand elles bâillent et celle de les maintenir fermées plus ou moins longtemps, soit dans les conditions physiologiques, soit surtout lorsqu'ils sont sortis de l'eau.

Les anciens zoologistes, d'après Bronn (**1862**, p. 360), avaient remarqué la constitution hétérogène des muscles adducteurs de la plupart des Acéphales et ils considéraient la partie blanc nacré comme une sorte de ligament dont l'élasticité, en luttant contre celle du ligament d'union des valves, permettait à l'autre partie jaunâtre ou vitreuse de se comporter comme les muscles ordinaires. Les traités de zoologie plus récents (Perrier) n'en parlent pas ou bien, tout en reconnaissant la constitution hétérogène de ces muscles, restent muets sur les fonctions respectives de leurs deux parties (Lang), bien que des recherches intéressantes aient été faites à ce sujet chez le *Pecten maximus* par Coutance (**1878** *a*) et répétées par Jhering (**1878** *b*) Jolyet et Sellier (**1899**). Ces expériences ont montré nettement que, chez ce Mollusque, le muscle principal, d'aspect vitreux et constitué par des fibres striées anastomosées en réseaux, sert exclusivement à fermer rapidement les valves et que celles-ci, une fois fermées, sont maintenues dans cette position par la tonicité du petit muscle nacré qui cependant peut se contracter très lentement.

J'ai répété la plupart des expériences de ces auteurs et je suis arrivé aux mêmes résultats.

1° Si, sur un *Pecten* bien vivant, on coupe le petit muscle nacré, immédiatement les valves s'ouvrent complètement. Par une excitation mécanique (piqûre) ou des secousses d'induction on détermine une fermeture momentanée des valves.

2° Si l'on répète la première partie de l'expérience dans les mêmes conditions en coupant le muscle vitreux, les valves se ferment lentement mais d'une façon durable.

3° Chez un *Pecten* en train de mourir et ouvert, dont le petit muscle nacré est devenu inexcitable mécaniquement ou électriquement, on peut déterminer la fermeture très rapide des valves par une excitation électrique du gros muscle vitreux, mais celle-ci est de très courte durée. On peut constater en effet, chez un *Pecten* en train de mourir, que l'excitabilité du muscle nacré aux divers agents et sa tonicité disparaissent bien avant celles du gros muscle vitreux.

Coutance, partant des faits qu'il avait si bien établis pour le *Pecten maximus*, n'a pas hésité à les étendre aux autres Acéphales, mais sans les confirmer par des expériences directes. Plateau (**1884**) n'ose les accepter pour de nombreux Mollusques, tels que le *Tapes decussatus*, la *Venus verrucosa*, le *Cardium edule*, la *Mya arenaria*, etc., où la portion nacrée ne constitue qu'une sorte de bordure étroite du côté externe de chaque muscle adducteur. Il était donc nécessaire de faire des expériences chez diverses espèces d'Acéphales pour voir ce qu'il y a de fondé dans l'hypothèse de Coutance. C'est ce que j'ai cherché à faire malgré les difficultés qu'il y a parfois à surmonter.

1° Chez les autres Pectinidés (*Pecten opercularis*, *Pecten varius*), les expériences se font aussi facilement que chez le *Pecten maximus* et conduisent à des résultats identiques.

2° Chez les Anomies, bien que les expériences directes soient pour ainsi dire impossibles, on peut, en raison de l'analogie de structure des deux parties de son muscle adducteur avec celles du muscle adducteur des *Pecten*, admettre l'analogie de leurs fonctions.

3° Chez les Huîtres (*Ostrea edulis*, *Gryphea angulata*), où la partie nacrée du muscle adducteur est parfois presque aussi développée que la partie vitreuse, il en est encore de même. En effet, si, après avoir enlevé avec une pince coupante toute la partie des valves plus éloignée de la charnière que le muscle

adducteur, on sectionne avec précaution la partie nacrée de ce muscle de façon à ne pas endommager la partie vitreuse, on voit presque aussitôt les valves s'écarter lentement sous l'influence de la traction exercée sur cette partie restante par l'élasticité du ligament. En excitant les bords du manteau du Mollusque, on détermine de nouveau le rapprochement momentané des valves, comme chez le *Pecten*. Cela montre bien que la partie vitreuse seule du muscle adducteur est incapable de lutter un certain temps contre la résistance élastique du ligament.

On peut faire l'opération inverse, c'est-à-dire conserver la partie nacrée du muscle adducteur et supprimer la partie vitreuse après avoir pratiqué une fenêtre à la valve plane, immédiatement en avant de l'insertion de ce muscle, à l'aide d'un foret et d'une petite tige d'acier coupante (1). On constate que dans ces conditions les valves de l'Huître restent fermées un temps assez long.

Chez *Cardium edule*, *Tapes decussatus*, *Venus verrucosa*, j'ai constaté qu'après la section de la partie vitreuse des muscles adducteurs, les valves restent fermées et présentent à l'ouverture une grande résistance, tandis qu'après la section de leur patie nacrée, elles s'ouvrent lentement et que si elles peuvent se refermer par excitation du manteau, cette fermeture est de courte durée. Il était intéressant de répéter ces expériences chez des Acéphales dont les muscles adducteurs ne présentent pas une différenciation nette en deux parties.

Chez *Anodonta Cygnea* où le muscle adducteur postérieur est seul nettement différencié en deux parties d'aspect différent, mais dont la structure est peu différente, la section des parties externes de ces deux muscles est cependant suivie d'une ouverture assez rapide (2), tandis que celle des parties internes permet au Mollusque de rester fermé pendant plusieurs jours.

Chez *Mytilus edulis* dont le muscle adducteur postérieur,

(1) Cette opération est très délicate, car il ne faut pas léser le cœur contenu dans un péricarde adhérent à la partie libre de ce muscle, orientée vers la charnière.

(2) Elle ne débute cependant pas en général immédiatement après la section de ces parties.

seul à considérer au point de vue physiologique, est différencié en deux parties distinctes seulement au point de vue de l'aspect, mais dont la structure est identique à celle de la partie nacrée des muscles adducteurs des autres Acéphales, ni la section de la partie interne, ni celle de la partie externe n'amènent l'ouverture des valves qui restent cependant un peu moins longtemps fermées quand c'est la partie interne qui a été sectionnée. D'ailleurs, chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont homogènes, les valves bâillent le plus habituellement et ne peuvent rester longtemps fermées si ces muscles sont analogues à la partie vitreuse du muscle adducteur de l'Huître par exemple (*Lutraria elliptica*, *Pholas dactylus*, *Solen*), tandis qu'elles peuvent rester fermées longtemps s'ils sont analogues à la partie nacrée du muscle adducteur du même Mollusque (*Mya arenaria*, *Mya truncata*).

J'ai répété les expériences précédentes sur quelques Acéphales en inscrivant graphiquement par la méthode que je viens d'indiquer, les mouvements des valves. Les graphiques que j'ai ainsi obtenus font encore mieux ressortir les faits que je viens d'annoncer (voir fig. XLII à XLIV).

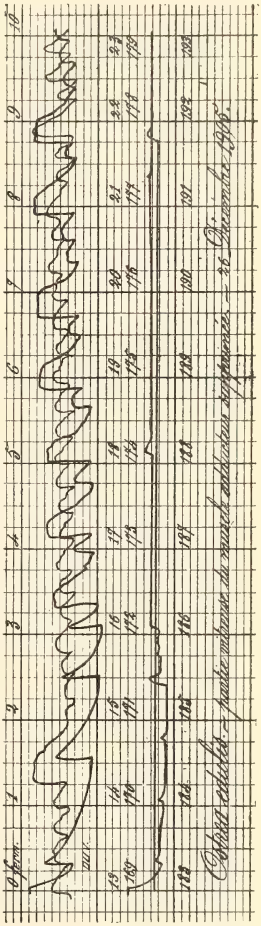


FIG. XLII (réduite de 1/2). Mouvement des bords valves d'une Huître mutilée. Le temps est marqué en heures. Amplification des mouvements : × 2,5. Dans la partie supérieure de la figure, le trait le plus gros correspond au début de l'expérience jusqu'à la dixième heure. Dans la partie inférieure, on voit les derniers mouvements avant l'ouverture définitive des valves.

Chez une Huître dont on a désinséré la partie vitreuse du muscle adducteur sans la blesser, les valves exécutent des mouvements d'ouverture et de ferme-

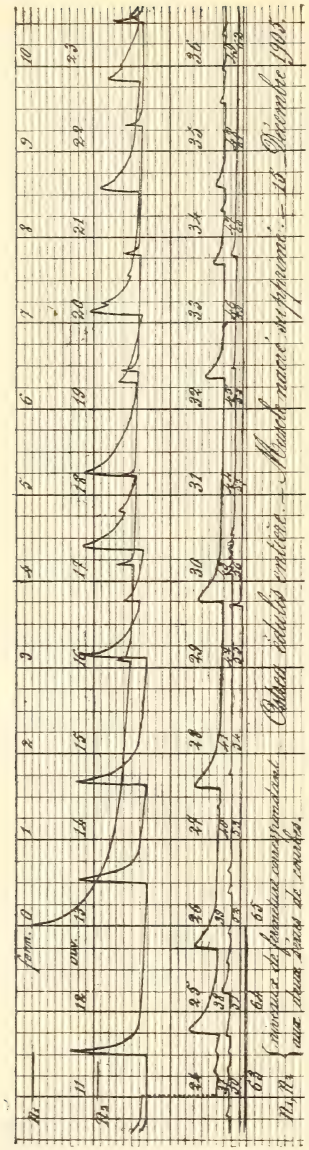


FIG. XLIII (réduite de 1/2). Mouvements du bord des valves d'une Huître mutilée. Temps marqué en heures. Amplification des mouvements : × 2,5. A la 24e heure, on a modifié la position du cylindre en hauteur pour que les tracés n'empiètent pas trop les uns sur les autres.

ture pendant plus de 100 heures en atteignant rarement la position de fermeture complète.

Ces doubles mouvements ont d'abord une assez grande amplitude et se produisent à raison de un par heure ; à partir de la 10e heure, ils deviennent plus rapides (un par quart d'heure) et moins amples. Ils se produisent de part et d'autre d'une position correspondant à une assez petite ouverture. A la 169e heure, les valves bâillent un peu plus et exécutent de très rares mouvements de fermeture et d'ouverture d'une petite amplitude qui n'arrivent jamais à la fermeture complète et deviennent de moins en moins fréquents. A la 240e heure les valves bâillent davantage mais peuvent encore se refermer par excitation des bords du manteau. La mort a eu lieu vers le 14e jour (voir fig. XLII).

Chez une Huître dont on a désinséré la partie nacrée du muscle adducteur, les valves commencent à s'ouvrir immédiatement et lorsqu'elles bâillent largement, elles exécutent des mouvements de fermeture et d'ouverture assez rares (moins d'un par heure). Ces mouvements ont d'abord une amplitude et une durée petites,

puis celles-ci croissent jusqu'à la 12e heure pour décroître ensuite peu à peu et cesser complètement à la 56e heure. Il est à remarquer aussi que, depuis l'opération, l'ouverture des valves augmente sans cesse jusqu'à la fin. (Voir fig. XLIII) En comparant les deux graphiques précédents, on voit encore que les formes des courbes des fermetures-ouvertures sont très différentes. Lorsque la partie nacrée du muscle adducteur est conservée, les fermetures presque complètes une fois réalisées durent un certain temps (courbes à plateau), tandis que quand c'est la partie vitreuse, l'ouverture se produit dès que la fermeture a été réalisée (courbes à sommet très aigu).

Chez une Anodonte dont on a désinséré la partie vitreuse (jaunâtre et interne) des muscles adducteurs, les valves restent fermées pendant 7 jours puis s'ouvrent ensuite faiblement. Chez une Anodonte dont on a désinséré la partie nacrée (externe) des muscles adducteurs, les valves s'ouvrent au bout d'un quart d'heure et exécutent ensuite des mouvements alternatifs

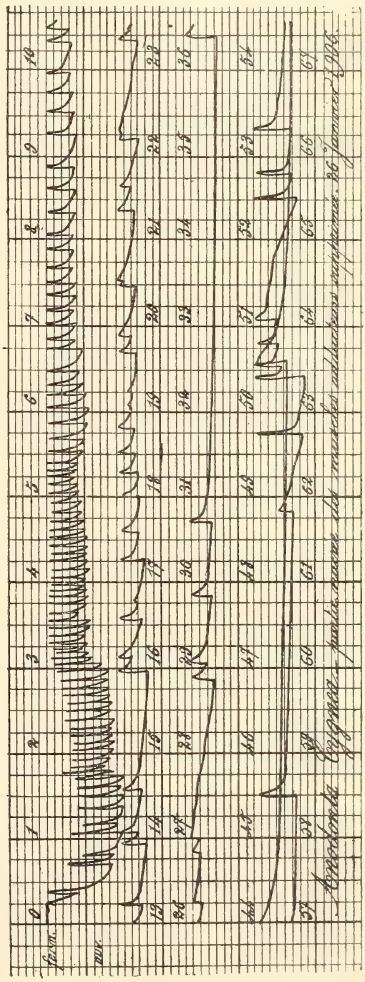


FIG. XLIV (réduite de 1/2). Mouvements du bord des valves d'une Anodonte mutilée. Temps marqué en heures. Amplification des mouvements : × 2,5. La position en hauteur du cylindre a été modifiée aux 13e, 26e et 44e heures pour la raison indiquée précédemment.

de fermeture et d'ouverture qui au bout de 3 heures se succèdent dans la position de fermeture. Ces mouvements sont d'abord rapides (3 par quart d'heure) puis ils deviennent de plus en plus rares. Leur amplitude diminue aussi progressivement de sorte que les valves deviennent de plus en plus bâillantes. Le Mollusque était encore vivant au bout de 8 jours. (Voir fig. XLIV).

On verra plus loin, à l'article « FORCE ABSOLUE, RÉSISTANCE A LA RUPTURE », comment les forces très différentes des deux parties des muscles adducteurs des Acéphales et à l'article « CONTRACTILITÉ » comment les vitesses très différentes du raccourcissement de ces deux parties, chez les *Pecten* et chez les Huîtres, confirment ces données. Enfin, l'étude du relâchement des deux parties des muscles adducteurs sous l'influence de l'élasticité du ligament, après destruction du système nerveux central par éviscération de l'animal nous conduira au même résultat. Nous pouvons donc dire, avec COUTANCE, que chez tous les « *Mollusques Acéphales* » dont les adducteurs sont formés de deux parties nettement différenciées, « *le muscle strié* (vitreux) *ramène, le muscle lisse* (nacré) *retient* (1). »

COUTANCE a poussé plus loin l'analyse du mode de fonctionnement de la partie nacrée du muscle adducteur chez le *Pecten maximus*. Je citerai ici quelques passages de son mémoire (**1878** *a* p. 32) :

« Quand on mettait ainsi (2), en expérience, un animal un peu affaibli, après avoir sectionné le muscle strié, le rapproche-

(1) Il est bon de rappeler qu'une disposition anatomique, mise en évidence par ANTHONY (**1906** *a*), favorise éminemment cette fonction de la partie nacrée du muscle adducteur. En effet, cette dernière partie, la plus courte, est souvent la plus éloignée de la charnière autour de laquelle s'effectue le mouvement des valves. Il en résulte que cette partie, plus distendue que la partie vitreuse, tendra à refermer les valves et à les maintenir dans cette position avec plus d'énergie, son élasticité étant davantage mise en jeu par suite de sa déformation plus grande. D'ailleurs, on peut constater facilement qu'à la suite de la section transversale complète d'un muscle adducteur, la partie nacrée subit une rétraction proportionnellement plus importante que la partie vitreuse. Cela s'observe particulièrement bien chez le *Pecten*, l'Huître.

J'ai constaté aussi que, chez une espèce déterminée d'Acéphales (*Anodonta, Ostrea, Unio*), le développement des parties nacrées des muscles adducteurs est en rapport direct avec la valeur de l'élasticité du ligament, laquelle varie parfois pour des individus de même taille et de même aspect, dans le rapport de 1 à 2.

(2) *Pecten* dont les valves bâillaient et entre lesquelles on avait introduit un corps étranger capable de s'opposer au rapprochement des valves

ment des valves ne commençait plus spontanément, la charnière contre-balançant ce qui restait d'énergie. Mais, quand on abaissait la valve supérieure, le muscle nacré la retenait au point où on la lui présentait, et quand on la conduisait jusqu'à fermeture, elle était encore retenue avec force.

Le même phénomène se présente chez l'animal intact, mais affaibli. Les valves sont très écartées, le muscle strié, qui n'est plus capable de contraction, ne peut plus déterminer, aider même celle du muscle nacré ; les valves restent béantes. Cependant le muscle nacré est encore susceptible d'efforts. Trop faible pour lutter de lui-même contre le ligament, il peut cependant rester contracté, quand on l'a aidé à se raccourcir, en ramenant avec le doigt la valve supérieure ; il la retiendra même avec force.

Il faut quelquefois attendre un certain temps avant que le muscle nacré se soit raccourci à la distance où on lui présente les valves. L'abaissement est suivi de relèvement quand on n'attend pas que le muscle nacré ait subi son raccourcissement ; on le hâte, en imitant la manœuvre du muscle strié. Quand il fonctionne, il ramène en effet plusieurs fois brusquement la valve supérieure, jusqu'à ce que le muscle nacré se soit décidé à la retenir.

C'est là, dans le muscle nacré, une étrange décomposition de la puissance musculaire. Il perd la force de se contracter dans les conditions où il l'aurait fait jusque-là, c'est-à-dire en triomphant de la charnière, et quand on l'a artificiellement amené à contraction, il retient la valve malgré la force contraire du ligament. On dirait un nœud incapable de se faire seul, mais capable de résister à la traction, ou bien un verrou que l'on pousse et qui demeure et agit passivement. »

J'ai répété cette expérience sur le *Pecten* frais éviscéré, et dont la partie vitreuse du muscle adducteur a été sectionnée. J'ai pu également la répéter chez l'Anodonte, l'Huître, la Moule et l'*Unio*. Si, chez l'un de ces Mollusques éviscérés, dont les parties vitreuses des muscles adducteurs ont été sectionnées et dont les parties nacrées sont relachées presque complètement

sous l'action du ligament de la charnière, on rapproche un peu les valves avec les doigts et qu'on les enlève ensuite rapidement, on voit les valves s'écarter de nouveau, mais sans reprendre exactement leur position primitive, elles restent un peu plus fermées. Si l'on a maintenu la fermeture pendant quelques secondes les valves ne s'écartent pas ou tout au moins ne s'écartent que très peu lorsqu'on enlève les doigts et elles restent plusieurs minutes dans cette position avant de se relâcher de nouveau très lentement. Ces expériences montrent que *la partie nacrée des muscles adducteurs peut non seulement se contracter à la façon de la partie vitreuse, quoique plus lentement, mais encore qu'elle peut conserver une position correspondante à une contraction incomplète en déployant une force statique plus grande que celle qu'elle déployait antérieurement.*

D'ailleurs, les parties vitreuses isolées des muscles adducteurs des Acéphales, sauf les *Pecten* et très probablement les Limes, les Spondyles, présentent également la propriété de développer une certaine force statique dans une position quelconque de fermeture incomplète des valves où on les a amenées, mais à un degré bien moindre (1). Les expériences précédemment citées sur les parties nacrées peuvent être en effet répétées sur elles, mais avec moins de netteté.

Cette singulière propriété des muscles adducteurs des Acéphales, surtout bien marquée pour leurs parties nacrées, ne peut guère s'expliquer que par l'existence de cellules nerveuses ganglionnaires intra-musculaires ayant une action auto-excitatrice sur les fibres musculaires (voir chap. IV).

CHAPITRE III

FORCE ABSOLUE. — RÉSISTANCE A LA RUPTURE

On sait que Ed. Weber a désigné sous le nom de *force absolue* ou *force statique* d'un muscle, la force mesurée par le poids qui

(1) Chez les Moules, les parties nacrée et vitreuse du muscle adducteur postérieur ont des propriétés très voisines.

fait exactement équilibre à la contraction de ce muscle. En d'autres termes, dit PLATEAU (**1884**), « un muscle étant fixé par une de ses extrémités naturelles et des poids étant suspendus à l'extrémité opposée, la *force absolue* est mesurée par le poids maximum que ce muscle *en action* peut soutenir sans s'allonger ni se raccourcir (1). » La force absolue d'un muscle pris à un état de distension déterminée ne dépendant pas de la longueur de ses fibres, mais bien de leur nombre, il faut, pour rendre les résultats comparables, les ramener à ce qu'ils seraient si tous les muscles essayés offraient la même surface de section transversale. Tous les physiologistes qui se sont occupés de ce sujet ont calculé les valeurs qu'ils citent pour une section d'*un centimètre carré.*

La *grande force apparente* des muscles adducteurs des Acéphales est un fait connu de tout le monde et que l'on trouve rappelé d'une façon pittoresque dans la fable de LA FONTAINE *le Rat et l'Huître.* CH. DARWIN, parlant des grandes Tridacnes des mers chaudes, dit que l'imprudent qui introduirait la main entre leurs valves serait incapable de la retirer tant que vivrait l'animal. Les matelots prétendent même, ce qui est très probablement exagéré, que ces Mollusques, lorsqu'ils sont de très grande taille, sont capables de couper les cables d'une ancre. D'après PLATEAU (**1884**), si l'on brise un petit fragment d'une valve au voisinage de la charnière chez *Mya arenaria*, un craquement se fait entendre et l'on voit les valves s'effondrer, en se brisant en plusieurs fragments sous l'influence de la traction des muscles adducteurs. On peut d'ailleurs constater facilement la puissance de contraction des muscles adducteurs en introduisant un ou deux doigts entre les valves bâillantes d'un *Pecten maximus* ou d'un *Cardium Norvegicum.* Malgré l'intérêt que présente cette question, c'est seulement en (**1865**) que VAILLANT a tenté de mesurer la force déployée par le muscle adducteur de *Tridacna elongata.* Ce naturaliste a opéré de la façon suivante :

(1) Cette force absolue est la somme de sa tonicité, de son élasticité et de sa force de contraction Voir chap. IV. Force de contraction, élasticité et tonicité).

Il introduit deux crochets entre les bords des valves : l'un de ceux-ci sert à suspendre le Mollusque, l'autre soutient un vase dans lequel on verse de l'eau à l'aide d'une mesure graduée en centimètres cubes. L'expérimentateur ajoute du liquide jusqu'à ce que l'animal cède et que les valves s'écartent un peu. Une première expérience étant effectuée, le Mollusque est replacé quelques instants dans l'eau de mer pour le laisser reposer, puis on recommence la même opération en partant cette fois du poids soutenu dans l'essai précédent. L'expérience est renouvelée jusqu'au moment où il n'est plus possible d'augmenter le poids sans que la coquille bâille presque immédiatement. En excitant alors l'animal, par des piqûres par exemple, on peut encore amener un effort et un déplacement du vase vers le haut.

Au poids représenté par la quantité d'eau versée, Vaillant ajoute le poids du vase, le poids d'une des valves et le poids nécessaire pour vaincre l'élasticité du ligament qui, ainsi qu'on le sait, détermine l'ouverture de la coquille, lorsque le muscle adducteur est coupé ou est à l'état de relâchement.

Deux Tridacnes allongées lui ont donné, comme résultats, l'une 4 kilogs, l'autre 7 k. 220. Mais, comme le fait remarquer Plateau, ces données sont incomplètes pour déterminer la force absolue vraie du muscle adducteur. Ainsi, la surface de section du muscle adducteur n'est pas indiquée et d'autre part, le muscle étant inséré dans le milieu des valves, le bras du levier sur lequel il agit est plus court que celui auquel est suspendu le poids. Néanmoins, cet auteur a pu calculer approximativement la force absolue vraie par centimètre carré de surface de section qui est de 1 k. 595.

Coutance (**1878**) avait fait quelques recherches sur la force de contraction des muscles adducteurs des Acéphales, qu'il appelait l'*énergie musculaire*. Mais, comme le fait justement remarquer Plateau, cet auteur a négligé de déterminer certaines données indispensables au calcul exact de la force de contraction des muscles adducteurs. Ainsi, bien que dans le

dispositif qu'il a employé, la différence entre le bras de levier de la puissance et celui de la résistance soit faible, il aurait fallu cependant en tenir compte. D'autre part, tantôt il détermine le poids capable d'entrouvrir légèrement les valves (*Pecten maximus*, *Pecten varius*, *Ostrea edulis*, *Venus verrucosa*, *Cardium edule*, *Mytilus edulis*), tantôt celui qui est capable de les déchirer transversalement (*Pecten maximus*, *Pectunculus pilosus*, *Tapes decussatus*, *Venus decussata*). Enfin, au lieu de mesurer toujours la surface de section des muscles adducteurs, il se borne souvent à indiquer leur poids total ou celui de chacune de leurs parties, qui n'a pas de rapport direct avec leur force de contraction, puisqu'il dépend autant de leur longueur que de leur surface de section.

Plateau (**1884**) a fait des recherches assez complètes sur la force absolue des muscles adducteurs des Acéphales les plus communs sur nos côtes. Je vais exposer en détail la méthode qu'il a employée et les résultats auxquels il est arrivé.

Méthode employée par Plateau.

Les Mollusques étaient utilisés aussitôt que possible après la capture, car les Acéphales s'affaiblissent rapidement d'après cet auteur et une seule expérience était faite sur chaque exemplaire (1). Dans chaque espèce, plusieurs individus aussi identiques que possible étaient choisis et la moyenne des nombres obtenus était prise.

1° *Mesure du poids brut déterminant l'écartement des valves.*

Le dispositif employé est analogue à celui de Vaillant pour les Tridacnes. Les crochets sont remplacés par des lames d'acier coudées à angle droit près de l'une de leurs extrémités et

(1) Si le fait est exact pour certains d'entre eux (*Pecten*), j'ai constaté que beaucoup (Huîtres, Moules, Dosinies, *Cardium*, *Solen*, *Tapes*) peuvent supporter facilement un transport assez long et présenter la même résistance à l'ouverture qu'au bord de la mer. Quant à la force absolue des muscles soumis à une forte traction, j'ai constaté qu'elle diminue d'une façon notable immédiatement après une expérience, mais qu'elle revient à sa valeur primitive au bout de quelque temps.

d'une taille en rapport avec celle des Mollusques. Pour qu'on puisse les introduire entre les valves sans écarter celles-ci et par conséquent sans exercer de traction spéciale sur les muscles adducteurs, on use rapidement à la lime le bord de la coquille en un point situé vis-à-vis de l'adducteur unique ou situé entre les deux adducteurs s'il s'agit d'un Dimyaire (1). Les parties coudées des deux lames d'acier sont glissées dans la fente ainsi produite. L'une des lames est accrochée à un support solide fixe, à l'autre est suspendu un plateau destiné à recevoir des poids. On place dans le plateau ou on suspend à sa face inférieure, qui est munie d'un crochet, des poids représentant une valeur voisine de celle que le Mollusque peut soutenir et on achève d'atteindre cette valeur en ajoutant de la grenaille de plomb.

Plateau cessait d'ajouter de la grenaille à l'instant où la contraction des muscles, commençant à être contrebalancée, les valves s'écartaient nettement d'un millimètre. Il a reconnu en effet qu'à ce moment la valve inférieure subit de légères oscillations verticales ce qui prouve que la contraction des muscles adducteurs soulève légèrement puis laisse retomber la charge et que la plupart du temps il faut ajouter fort peu de grenaille pour voir le Mollusque céder tout à coup et la coquille s'ouvrir rapidement (2).

On obtient ainsi la force absolue des muscles adducteurs pris à la longueur correspondant à la fermeture des valves. Si

(1) Pour les coquilles épaisses et feuilletées, comme celles de l'Huître, on casse une partie des bords avec une pince coupante et pour les coquilles élastiques et minces, telles que celles des *Unio* et des Anodontes, on retranche la portion nécessaire au scalpel.

(2) Si le chiffre de un millimètre convient pour les petites formes (*Cardium edule, Tapes decussatus, Donax anatinus*, etc.) il est un peu faible pour les grandes (*Ostrea edulis, Pecten maximus, Mytilus edulis*, etc.) et un écartement de *deux millimètres* au moins me paraît nécessaire. C'est seulement dans ces conditions d'ailleurs que les muscles des grandes espèces s'allongent d'une quantité comparable à celle des petits. J'ai constaté généralement d'ailleurs que presque toujours l'écartement de 1 ou 2 millimètres, pris au bord libre des valves étant obtenu, il faut ajouter des poids assez forts pour en amener l'ouverture complète et que, l'ouverture complète étant réalisée, il faut encore ajouter des poids d'une façon notable pour amener la rupture des muscles adducteurs. Il s'agit bien entendu d'ouverture et de rupture rapides, car le poids qui amène un écartement de un ou deux millimètres est capable à la longue, d'abord de produire une ouverture maximum, puis une rupture des muscles adducteurs.

l'on voulait avoir cette force dans la position correspondant au relâchement, il faudrait ajouter des poids jusqu'à ce que les valves bâillent largement, comme lorsque le Mollusque est mort et que ses muscles ont perdu leur tonicité. Cette condition, dit l'auteur, est difficilement réalisable dans la pratique comme l'a reconnu aussi Coutance qui a vu parfois chez le *Pecten maximus* le muscle se rompre en pleine tension et loin de la limite d'allongement où peut l'amener, à l'état normal, l'élasticité du ligament de la charnière. D'après Plateau, « l'idéal serait de pouvoir amener l'animal à ouvrir spontanément sa coquille sans fatigue musculaire par conséquent et sans l'emploi des anesthésiques, puis de constater quel est le poids minimum accroché à la valve inférieure et qui ne lui permet plus de soulever celle-ci. » Il ajoute que de telles conditions sont irréalisables dans la pratique. J'ai pu cependant les réaliser chez la *Mactra glauca*, le *Pecten maximus*, le *Pecten varius* et le *Solen vagina*, ainsi qu'on le verra plus loin.

2° *Mesure de l'élasticité du ligament de la charnière.*

Plateau a opéré de deux façons différentes.

a) Comme Vaillant et Coutance, il pose sur un plan résistant le Mollusque dont les muscles sont coupés et dont la coquille s'est ouverte et il place graduellement des poids sur la valve supérieure jusqu'à amener la fermeture complète. Le procédé n'est facile à employer que dans le cas de grandes formes à valve supérieure presque plane (*Pecten*). Pour les petites formes à valves bombées il ne l'est guère et Plateau a alors opéré ainsi :

b) Le Mollusque est placé sur un anneau métallique horizontal situé à une certaine hauteur ; la coquille ne pose naturellement, par une de ses valves, qu'en deux points. Une boucle de ficelle fine ou même de fil à coudre, si l'animal est petit, passe sur la valve supérieure, soit au-dessus du point d'insertion de l'adducteur unique, soit en un point moyen entre les deux adducteurs. A l'extrémité du lien est suspendu un plateau dans lequel on verse graduellement de la grenaille

de plomb jusqu'à ce que la coquille se ferme entièrement (1).

3° *Mesure des bras de levier moyens de la puissance et de la résistance.*

Les valves de la coquille constituent des leviers du troisième genre ; le point d'appui est la charnière, la puissance est représentée par la force de contraction des muscles adducteurs ; la résistance est le poids qui détermine l'écartement des valves augmenté du poids de la valve inférieure et du poids représentant l'élasticité du ligament (2). Le bras de levier de la résistance est la distance de la charnière au point du bord de la coquille où était accrochée la lame d'acier portant le plateau et les poids. Le bras de levier de la puissance est la distance du centre du muscle adducteur unique ou la moyenne des distances joignant les centres des deux muscles adducteurs à la droite représentant la ligne cardinale prolongée (3). Les mesures sont prises au compas sur la valve inférieure (4). Le rapport du bras de levier de la résistance à celui de la puissance doit être multiplié par le poids complet (poids brut + poids de la valve inférieure + poids représentant l'élasticité du ligament) amenant les valves à s'écarter (5).

4° *Mesure de la surface de section des muscles adducteurs.*

Plateau les considère comme ayant une section elliptique, mesure au compas leurs diamètres et en déduit par le calcul leur surface (6).

(1) Ces deux procédés ne peuvent donner que des résultats inexacts. En effet, le poids représentant la résistance élastique du ligament aura une valeur très différente suivant qu'il sera appliqué plus ou moins loin de la charnière, d'autre part le fil supportant le plateau chargé de poids, appuiera plus ou moins régulièrement le long de sa ligne de contact avec la valve supérieure et en tout cas leur ensemble ne représentera pas le poids nécessaire pour fermer la coquille et appliqué jusqu'au bord de la valve comme Plateau le suppose. De même, le poids de la valve inférieure agit en son centre de gravité et non à son bord, comme cet auteur le suppose encore (Voir p. 160 et p. 162 de son mémoire).

(2) Voir la note précédente.

(3) En admettant que les muscles adducteurs soient à peu près d'égale force, ce qui arrive assez rarement.

(4) Si les valves sont presque planes, le procédé est légitime, mais si elles sont très bombées, il donne lieu à une erreur notable en ce qui concerne le bras de levier de la puissance, lequel doit être compté en projection sur le plan de symétrie du Mollusque, comme l'est celui de la puissance.

(5) Page (162), voir la note (1), p. 390.

(6) Si l'erreur commise est faible, ce qui n'est pas le cas pour le muscle de l'Huître par exemple,

Malgré les critiques que j'ai dû faire de la méthode opératoire de PLATEAU, je considère que la plupart des causes d'erreurs que j'ai signalées n'ont pas été très importantes. En effet, le poids de la valve inférieure et même la valeur de l'élasticité du ligament sont assez faibles vis-à-vis des poids employés pour ouvrir les valves. C'est surtout dans l'évaluation de la surface de section des muscles adducteurs et de la longueur de leur bras de levier que des erreurs ont dû être commises.

J'ai réuni dans les tableaux VII et VIII les données de PLATEAU que j'ai jugées les plus importantes.

TABLEAU VII

Force absolue des muscles adducteurs des Acéphales d'après PLATEAU.

Nombre d'individus essayés	NOM DES MOLLUSQUES	Poids moyen amenant les valves à s'écarter d'un millilimètre (en grammes)	Poids moyen représentant l'élasticité du ligament de la charnière (en grammes)	Rapport entre le bras de levier moyen de la résistance et le bras de levier moyen de la puissance	Surface de section du ou des muscles adducteurs (en mmq)	Force absolue des muscles adducteurs par centimètre carré de section (en grammes)
6	*Venus verrucosa*	5.453,00	500,00	2,09	100,308	12.431,00
7	*Pectunculus glycimeris*	2.699,00	128,50	2,69	75,068	10.152,00
7	*Mytitus edulis* (d'Ostende).....	3.555,00	1.051,80	1,90	109,800	7.984,00
4	*Ostrea hippopus*.....	17.488,00	«	1,78	502,449	6.365,00
8	*Tapes decussatus*.....	3.241,00	223,30	2,37	134,983	6.106,00
8	*Ostrea edulis*.....	5.026,00	333,80	1,59	145,720	5.867,00
1	*Pecten maximus*	9.651,00	350,00	1,96	519,276	3.786,00
8	*Tellina solidula*.....	700,12	76,76	1,58	33,502	3.667,00
8	*Donax anatinus*	196,03	78,75	2,53	19,132	3.651,00
8	*Cardium edule*.....	1.134,00	106,00	1,75	76,247	2.858,00
2	*Solen ensis*	184,60	600,00	4,57	184,679	1.953,00
5	*Mya arenaria* (de Roscoff)	419,50	620,00	2,70	365,354	1.178,00
4	*Mactra stultorum*....	550,00	88,25	1,74	116,564	958,26
5	*Anodonta Cygnea*....	547,00	137,10	2,68	265,830	702,60
2	*Pecten opercularis*....	124,75	30,00	2,21	65,253	530,00

en raison de sa forme, je ne m'explique pas pourquoi l'auteur l'évalue à $\frac{1}{1000}$ de millimètre carré près. J'indiquerai plus loin un procédé qui m'a semblé plus exact, bien qu'il ne donne leur surface de section qu'à 1 ou 2 millimètres carrés près.

TABLEAU VIII

Force absolue, par centimètre carré de surface de section (en grammes)		
Des muscles adducteurs des Lamellibranches		Des muscles des Vertébrés
supposés entiers	portion opaque seule	
Ostrea edulis... 5.867	13.122	Muscles du mollet de l'Homme (KOSTER) 9.000 à 10.000.
Pecten maximus. 3.786	14.923	Fléchisseurs du bras de l'Homme (*Id.*), 7.400.
Anodonta Cygnea 702,6	2.015	Muscles de Grenouille (ROSENTHAL), 2800 à 3.000.

Méthode employée par l'auteur.

En raison des défectuosités de la méthode employée par PLATEAU que je viens de signaler et surtout de ce que ni la force absolue correspondant à l'extension des muscles adducteurs ni leur force de résistance à la rupture n'ont été déterminées, j'ai tenu à reprendre les recherches de cet auteur et à les compléter, au moins chez quelques Acéphales des plus communs.

1° Pour la détermination du poids brut amenant un écartement plus ou moins prononcé des valves ou la rupture des muscles adducteurs, j'ai opéré à la manière de PLATEAU. Contrairement à cet auteur, j'ai constaté que presque toujours le poids qui amène un léger bâillement des valves est bien plus faible que celui qui amène une ouverture complète de celles-ci, c'est-à-dire l'extension des muscles adducteurs et surtout que celui qui produit la rupture de ces derniers. Bien entendu, le poids que j'ai considéré comme amenant l'extension complète de ces muscles doit être supporté par eux pendant un certain temps sans produire leur rupture (1) (une minute au moins). Après avoir été soumis à cette traction les muscles adducteurs peuvent revenir lentement à leur longueur primitive, mais leur résistance à l'allongement est diminuée notablement.

Les poids nécessaires pour produire une très légère élongation totale et enfin la rupture sont ajoutés progressivement. Avec les coquilles minces, souvent je n'ai pu arriver à provo-

(1) Voir la note 2 p. 388

quer la rupture des muscles adducteurs, les valves se brisant avant (Anodonte, Moule), ou se pliant près de la charnière, ce qui leur permet de s'écarter beaucoup sans que les muscles adducteurs s'allongent (m. adduct. post. de l'Anodonte, du *Solen*). Ces poids bruts, représentant une partie de la résistance que peut vaincre la contraction des muscles adducteurs ou qui la vainquent elle-même dans le cas de rupture, seront ensuite ramenés à la valeur qu'ils auraient s'ils étaient appliqués suivant l'axe de ces muscles.

2° Pour la détermination de la force élastique du ligament, après avoir sectionné les muscles adducteurs et enlevé le corps du Mollusque, j'ai fixé une ficelle à un trou pratiqué au foret dans l'une des valves et après l'avoir rabattue sur le bord, je suspends à son extrémité un petit plateau destiné à recevoir des poids. Saisissant alors la valve inférieure d'une main, j'ai ajouté de l'autre des poids dans le plateau jusqu'à occlusion complète des deux valves (1). Le poids du plateau augmenté des poids marqués représente la force capable de vaincre la résistance élastique du ligament et appliquée à une distance de la charnière égale au bras de levier de la résistance qui sera déterminée ensuite. Ce poids sera ramené comme le poids brut à ce qu'il serait s'il agissait suivant l'axe des muscles adducteurs. Le poids de la valve inférieure qui est en général faible et agit dans le même sens que la résistance élastique du ligament a son point d'application au centre de gravité de cette dernière. Il peut être considéré en général et sans erreur appréciable comme agissant directement suivant l'axe du muscle adducteur chez les Monomyaires ou suivant la composante de l'action des deux muscles chez les Dimyaires.

3° La surface de section des muscles adducteurs est déterminée facilement avec une grande exactitude grâce aux considérations suivantes : cette surface de section est celle qu'ont ces muscles dans la position où ils déterminent la fermeture des

(1) Quand il est difficile de saisir à la main la valve inférieure, on peut la coller à l'aide de poix de Bourgogne au bord d'un disque métallique lourd.

valves. Pour l'obtenir exactement, il faut fixer les muscles adducteurs dans cette position à l'aide de formol étendu d'eau qui ne les rétracte pas, après avoir perforé les valves pour permettre à ce liquide d'agir, et déterminer ensuite leur désinsertion en plongeant la coquille dans un acide étendu. Après les avoir lavés à l'eau et sectionnés au rasoir, on constate que ces sections droites sont précisément égales à la projection sur le plan de symétrie du Mollusque, du contour de leurs surfaces d'insertion sur l'une des valves (1). Cette constatation permet d'obtenir rapidement et avec une grande exactitude la section droite de ces muscles sur une lame de verre reposant sur les bords de l'une des valves. Il suffira de les reporter sur une feuille de papier quadrillé au millimètre pour en avoir la surface en millimètres carrés.

Dans le procédé employé par Plateau, le muscle sectionné s'est rétracté en vertu de sa forte tonicité et on obtient sa surface de section dans l'état de rétraction complète, laquelle est plus grande que celle que l'on doit mesurer. En outre, cette mensuration ne se fait pas avec une grande exactitude, car en sectionnant le muscle, on écarte ses fibres vers le bord, ce qui augmente encore la valeur de la surface mesurée, et de plus la forme de la section s'éloigne parfois assez de celle d'une ellipse. Chez *Pecten maximus* où l'asymétrie des valves est très marquée et où le muscle adducteur s'insère assez obliquement par rapport à la valve plane, il faut déterminer la section de ses deux parties après l'avoir fixé au formol.

4° Les bras de levier de la puissance et de la résistance qui doivent être mesurés sur le plan de jonction des valves des Mollusques sur lequel on vient de projeter les surfaces d'insertion des muscles adducteurs, sont ensuite déterminés de la façon suivante. On marque à l'encre de Chine les centres des muscles adducteurs et on recouvre cette valve d'une lame mince. On y trace à l'encre de Chine la ligne cardinale et on y projette les

(1) Pour obtenir ce contour, on enlève avec un torchon rude les débris du muscle adducteur et on le suit avec une fine plume trempée dans l'encre de Chine.

centres des muscles adducteurs desquels on abaisse des perpendiculaires sur la ligne cardinale. Le bras de levier de la puissance est la moyenne des longueurs de ces deux perpendiculaires si les muscles adducteurs ont une section à peu près égale. Si les sections sont inégales, on joint les projections des centres des muscles adducteurs et on partage cette ligne en deux parties proportionnelles aux surfaces de section des muscles adducteurs. C'est la longueur de la perpendiculaire abaissée du point ainsi déterminé sur la ligne cardinale qui mesure le bras de levier de la puissance. Quant au bras de levier de la résistance, c'est la distance du point de la valve où était appliqué le crochet à la ligne cardinale. Quand il s'agit d'un

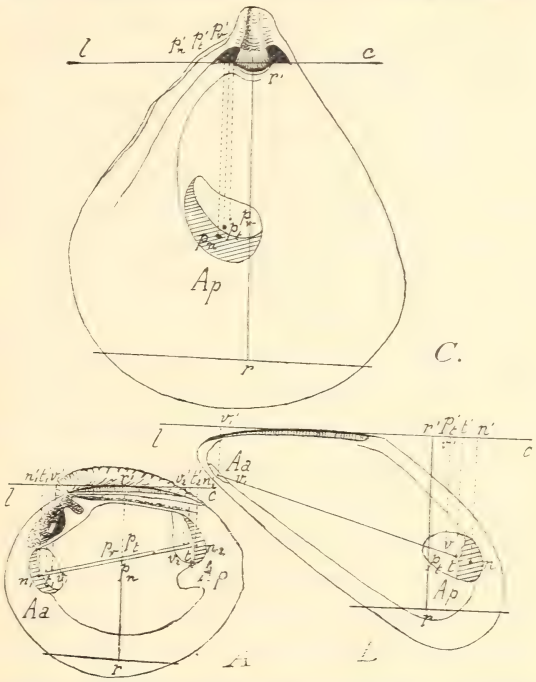


FIG. XLV. Détermination des bras de levier de la puissance et de la résistance ainsi que des surfaces de section des deux parties des muscles adducteurs chez trois types d'Acéphales. Lettres communes aux trois figures : *lc*, ligne cardinale. — *Aa*, adducteur antérieur. — *Ap*, adducteur postérieur. — *rr'*, bras de levier de la résistance.

C, *Ostrea edulis*. — $p_n\ p'_n$, $p_v\ p'_v$, $p_t\ p'_t$, bras de levier de la puissance en considérant respectivement la partie nacrée du muscle adducteur, sa partie vitreuse ou enfin l'ensemble de ses deux parties.

B, *Mytilus edulis*. — *nn'*, *vv'*, *tt'*, bras de levier de la puissance du muscle adducteur postérieur en considérant respectivement sa partie nacrée, sa partie vitreuse et enfin l'ensemble de ses deux parties. — *v*, *v'*, bras de levier du muscle adducteur antérieur. — $p_t\ p'_t$, bras de levier de l'ensemble des deux muscles adducteurs.

A, *Venus verrucosa*. — $n_1\ n'$, $v_1\ v'_1$, $t_1\ t'_1$; $n_2\ n'_2$, $v_2\ v'_2$, $t_2\ t'_2$, bras de levier des parties nacrée, vitreuse ou des deux parties des muscles adducteurs antérieur et postérieur. — $p_n\ r'$, $p_v\ r'$, $p_t\ r'$, bras de levier de l'ensemble des deux muscles adducteurs, parties nacrées, parties vitreuses et ensemble des deux espèces de parties.

Monomyaire (Huître, *Pecten*), l'opération est bien plus simple et le bras de levier de la résistance est la distance de la projection du centre du muscle adducteur à la ligne cardinale. Quand la force absolue des muscles adducteurs réside entièrement dans leur partie nacrée, on opère seulement sur cette partie.

La figure XLV représente les constructions à effectuer pour déterminer la force absolue des muscles adducteurs chez trois types d'Acéphales conformés d'une façon différente.

NOTA : Quand les deux valves ne sont unies que par un ligament très court (*Lutraria elliptica, Mya arenaria*) ou quand ce dernier n'existe pas (*Phalas dactylus*) et qu'elles peuvent effectuer des mouvements de bascule étendus, les bras de levier sont mesurés suivant les lignes joignant le ligament ou le point de contact des bords dorsaux des valves aux projections des centres des surfaces d'insertion des muscles sur le plan de symétrie du Mollusque.

Les calculs ont été effectués pour chaque espèce avec les moyennes des nombres bruts, puisque les individus examinés étaient toujours choisis de taille identique. Si l'on veut déterminer la force absolue de chacune des parties nacrées et vitreuses des muscles adducteurs, on désinsère les parties sur lesquelles on ne veut pas opérer, après avoir pratiqué si besoin est des ouvertures à l'une des valves. D'ailleurs, sachant que chez beaucoup d'Acéphales à muscles adducteurs hétérogènes (*Ostrea, Tapes, Venus*, etc), l'élasticité du ligament fait exactement équilibre à la force absolue des parties vitreuses des muscles adducteurs (voir chap. II et IV), on peut facilement calculer la force absolue de chacune des parties des muscles adducteurs, connaissant celle de l'ensemble de leurs deux parties constitutives. Ces calculs ont été faits chez quelques espèces (voir le tableau de la pl. XII).

L'examen de ce tableau permet de formuler quelques conclusions intéressantes :

1° Chez les Acéphales siphonés, vivant habituellement dans le sable et dont les valves sont par suite le plus souvent bâil-

lantes, la résistance élastique du ligament est grande vis-à-vis de la force absolue des muscles adducteurs (*Tapes*, *Venus*, *Dosinia*, *Mactra*, *Solen*). Chez ceux qui ne vivent pas enfouis dans le sable et doivent par suite rester fermés pendant un certain temps, la résistance élastique est assez faible vis-à-vis de la force absolue des muscles adducteurs (*Pecten*, *Mytilus*, *Cardium*, *Avicula*, *Ostrea*, *Anodonta*, *Unio*).

2° La force absolue de l'ensemble des deux parties des muscles adducteurs (par centimètre carré de surface de section) est très variable suivant les espèces.

3° La force absolue des parties vitreuses varie entre 450 et 550 grammes en général. Chez *Tapes decussatus* et *Cardium edule* elle est environ le double. Chez les Acéphales où la différenciation des muscles adducteurs en deux parties n'est pas très nette, la force absolue est bien plus grande (*Anodonta* 1982, gr., *Mytilus* 6492 gr.).

4° La force absolue des parties nacrées est notablement plus grande que celle des parties vitreuses ; elle varie entre 4820 grammes (*Pecten varius*) et 35.413 grammes. (*Venus verrucosa*). Le nombre le plus fréquent est voisin de 11.000 grammes (*Ostrea*, *Avicula*, *Tapes*, *Mytilus*, *Pecten*).

5° La résistance à la rupture présente des variations analogues à celles de la force absolue.

Si nous comparons maintenant les valeurs de la force absolue des muscles adducteurs de divers Acéphales, rapportées à 1 centimètre carré de surface de section de ces muscles pris en entier, avec celles obtenues par Plateau (voir tableau VII, p. 391), nous faisons les constatations suivantes :

1° Les valeurs de la force absolue sont très voisines pour *Mytilus edulis*, *Tapes decussatus* et *Venus verrucosa*.

2° Elles sont un peu plus fortes pour *Ostrea edulis* et *Donax trunculus* voisin de *Donax anatinus*.

3° Elles sont notablement plus fortes pour *Cardium edule*, *Anodonta Cygnea*, *Mactra glauca* voisine de *M. stultorum* et *Solen vagina* voisin de *S. ensis*.

Suivant moi, la différence des résultats peut s'expliquer ainsi : pour *Cardium edule*, PLATEAU a commis une erreur dans la mesure du bras de levier de la puissance qu'il a évalué plus grand qu'il n'est en réalité (convexité des valves). Pour *Anodonta*, *Mactra* et *Solen*, en raison de la minceur des valves, leur bâillement apparent de 1 et même 2 millimètres au niveau de l'application des crochets peut être produit sans que les muscles adducteurs se soient relâchés, de sorte que PLATEAU a jugé que les muscles adducteurs commençaient à se relâcher, alors qu'ils ne l'avaient pas encore fait en réalité.

4° Pour *Pecten maximus*, j'ai trouvé une force absolue notablement inférieure à celle obtenue par PLATEAU, tandis que pour *Pecten varius* j'ai trouvé une valeur très voisine de celle qu'il a obtenue pour *P. opercularis* qui en est assez voisin (1).

Force absolue correspondant au relâchement complet des muscles adducteurs.

Chez les Acéphales ouvrant facilement leurs valves (*Mactra*, *Pecten*, *Solen*), il est possible, ainsi que je l'ai dit précédemment, de déterminer la force absolue des muscles adducteurs correspondant à leur relâchement complet. Pour cela, on fixe solidement l'une des valves du Mollusque sur un bloc de bois entaillé convenablement, à l'aide de crochets dont l'une des extrémités amincie, s'engage entre les valves tandis que l'autre, filetée, traverse le plateau et pénètre dans un écrou qu'on peut serrer plus ou moins. On attache à un trou pratiqué près du bord de l'autre valve une ficelle qui passe sur une poulie à axe horizontal fixé sur un montant adapté au bloc de bois et dont l'extrémité est munie d'un plateau reposant sur un support dont la hauteur peut être modifiée à volonté. Pour faire une expérience, on attend que le Mollusque s'ouvre complètement,

(1) Ce résultat tient probablement à ce que je n'ai pu avoir, à Arcachon, des *P. maximus* trè fraîchement capturés comme j'ai eu des *P. varius*.

on charge le plateau de poids et on le met à une hauteur telle que le fil soit à peine tendu. On excite alors les bords du manteau et si les poids sont soulevés facilement, on recommence l'expérience avec des poids plus forts, jusqu'à ce que les valves ne puissent plus se fermer complètement. On comprend facilement combien ces expériences sont longues et demandent de la patience, c'est pourquoi je ne les ai réalisées que sur quelques espèces. Les résultats auxquels je suis arrivé sont consignés dans le tableau IX.

TABLEAU IX

NOM DU MOLLUSQUE	Diamètre dorso-ventral	Poids brut soulevé	Elasticité du ligament au bord des valves	Rapport des bras de levier de la résistance et de la puissance	Section des muscles adducteurs	Force absolue	
						totale	par cq. de section
Mactra glauca.	57 mm.	1.200 gr.	250 gr.	$\frac{57}{20}$	1 cq 50	4.132 gr.5	2.759 gr.
Pecten varius..	46 mm.	735 gr.	10 gr.	$\frac{42}{20}$	1 cq 02	1.564 gr.5	1.514,1
Solen vagina..	18 mm.	250 gr.	35 gr.	$\frac{18}{3}$	0 cq 48	1.710 gr.	3.562,5

La dernière colonne de ce tableau montre que la force absolue des muscles adducteurs dans la position du relâchement, est plus forte qu'en rétraction, notablement chez *Pecten varius.* Si l'on considère en outre qu'en relâchement la section des muscles adducteurs est plus petite qu'en rétraction, on verra que la différence est en réalité plus accentuée qu'elle ne le paraît d'après les nombres de ce tableau puisque la section des muscles adducteurs y est indiquée dans leur position de rétraction.

Chez *Mactra glauca,* c'est le contraire qui a lieu, mais comme je n'ai pu faire qu'un nombre insuffisant d'expériences pour cet Acéphale, je ne puis affirmer l'exactitude de ce résultat.

CHAPITRE IV

FORCE DE CONTRACTION VOLONTAIRE. ÉLASTICITÉ. — TONICITÉ.

Les muscles adducteurs des Acéphales ont non seulement pour fonction de fermer plus ou moins rapidement les valves lorsqu'elles sont écartées l'une de l'autre, mais encore de les maintenir dans cette position en luttant, par leur *tension*, contre la *résistance élastique* du ligament qui tend constamment à les ouvrir, par suite de la déformation qu'il a subie du fait de la fermeture de ces valves.

Il semble, au premier abord, que la tension des muscles adducteurs assurant la fermeture durable des valves est, comme la force absolue s'opposant à leur ouverture forcée, la somme de leur *force de contraction*, de leur *élasticité* et de leur *tonicité* (1). Il est facile de comprendre en effet que si l'élasticité et la tonicité assuraient à elles seules le maintien de la fermeture

(1) Pour éviter toute confusion dans l'emploi de ces termes, je crois utile de rappeler ici leur définition.

La *force de contraction* d'un muscle est la tension développée dans ce muscle à la suite d'une excitation portée directement sur lui ou par l'intermédiaire du système nerveux.

L'*élasticité* musculaire ou plutôt la *force élastique* d'un muscle est la force qui tend à lui faire prendre la forme qu'il aurait si aucune influence extérieure ne l'en empêchait. Cette force persiste après la mort du système nerveux ou après la perte de ses connexions avec lui et ne cesse qu'avec l'apparition de la rigidité cadavérique.

La *tonicité musculaire* est un certain état de tension constante et permanente que le muscle présente pendant la vie et qui est sous la dépendance du système nerveux. Cet état cesse au contraire après la mort du système nerveux ou après la perte de ses connexions avec lui. Certains auteurs nient l'existence de la tonicité ainsi définie dans les muscles striés des Vertébrés ; ils mettent sur le compte de l'élasticité la tension que l'on peut constater dans ces muscles et qui se traduit par un écartement des deux parties séparées par une section transversale pratiquée dans un muscle d'un animal vivant, ou par un raccourcissement si la section a porté sur l'un de ses tendons d'insertion. On peut, en effet, disent-ils, mettre un muscle dans une position telle que même sur le vivant, il n'ait aucune tension et présente des plis transversaux. La tonicité ne serait, pour eux, que l'élasticité musculaire mise en jeu par une cause toute mécanique. Sans vouloir examiner ici cette question, je ferai remarquer que dans les muscles adducteurs des Acéphales, il existe, ainsi qu'on va le voir, indépendamment de la *force de contraction* volontaire ou réflexe et de l'*élasticité*, tenant à la position relative de leurs régions d'insertion sur les valves, une *certaine tension* qui ne disparaît que très progressivement après l'éviscération de l'animal. C'est cette tension qui est très probablement sous la dépendance de ganglions nerveux intra-musculaires, que j'appellerai la tonicité. Quand celle-ci a disparu, les muscles adducteurs sont encore contractiles sous l'influence d'excitations diverses.

des valves, leur ouverture ne pourrait s'expliquer, tandis que celle-ci s'explique facilement par l'arrêt de la production de la force de contraction qui laisse prédominer la force élastique du ligament déformé. Les nombreux graphiques de mouvements de valves que j'ai enregistrés chez les Acéphales (voir fig. XXXIII à XLIV, LXXXVIII et LXXXIX), m'ont montré que l'ouverture est beaucoup plus lente que la fermeture. Tandis que la durée de cette dernière varie de quelques dixièmes de seconde à plusieurs secondes suivant les espèces, leur ouverture dure de quelques minutes à 1 heure ½ (1). Il en résulte que, dans les conditions physiologiques, cette force de contraction volontaire développée pour le maintien de la fermeture des valves est très faible et doit disparaître très progressivement.

Malgré la faiblesse de la force de contraction nécessaire au maintien de la fermeture des valves, en raison de la très longue durée de ce maintien chez les Acéphales pourvus de muscles adducteurs hétérogènes, c'est-à-dire formés d'une partie vitreuse et d'une partie nacrée, je crois qu'il faut l'interpréter autrement. *Seule, la fermeture rapide des valves serait due à la production d'une certaine force de contraction volontaire, son maintien serait assuré uniquement par l'élasticité et la tonicité des muscles adducteurs. La tonicité serait sous l'influence de cellules nerveuses intra-musculaires et pourrait être inhibée plus ou moins complètement par le système ganglionnaire central, pour permettre l'ouverture des valves.* Autrement dit, *l'ouverture aussi bien que la fermeture des valves des Acéphales nécessiteraient une intervention du système nerveux ganglionnaire central, le maintien de la fermeture serait au contraire involontaire comme l'est par exemple celui des sphincters chez les Mammifères. Quant au maintien de l'ouverture des valves, il serait probablement réalisé par une action d'arrêt du système nerveux ganglionnaire*

(1) Chez les Pectinidés, les mouvements sont bien plus rapides : la fermeture ne dure que quelques centièmes de seconde et l'ouverture quelques dixièmes quand le Mollusque se déplace dans l'eau ; s'il reste en place, la durée de l'ouverture peut atteindre plusieurs minutes, celle de la fermeture est beaucoup plus rapide.

central sur les cellules nerveuses intra-musculaires ayant la tonicité sous leur dépendance.

Chez les Acéphales pourvus de muscles adducteurs homogènes, d'aspect nacré, et dont les valves peuvent rester longtemps fermées (*Mya*), les mêmes hypothèses sont applicables, tandis que chez les Acéphales pourvus de muscles adducteurs homogènes, d'aspect vitreux, et dont les valves bâillent habituellement (*Pholas, Lutraria, Solen*), *la force qui maintient les valves fermées, un temps assez court, il est vrai, doit être la somme de l'élasticité, de la tonicité et de la force de contraction volontaire de ces muscles adducteurs. L'ouverture des valves serait produite et maintenue simplement par l'arrêt de la production d'une faible force de contraction volontaire.* Les faits suivants semblent venir à l'appui de ces hypothèses :

1° Si le maintien de la fermeture des valves était assuré pour une partie, si faible soit-elle, par une contraction dépendant du système nerveux ganglionnaire central, chez les Acéphales à muscles adducteurs hétérogènes, l'éviscération totale de ces Mollusques, avec enlèvement de trois paires de ganglions, devrait être suivie d'une ouverture plus ou moins rapide de ces valves, mais qui débuterait immédiatement après cette éviscération. Or, il n'en est rien, car j'ai constaté que cette éviscération n'est suivie d'un commencement d'ouverture des valves qu'au bout d'un temps plus ou moins long (10 à 50 heures chez l'Huître, 5 à 20 heures chez la Moule, 2 à 5 heures chez l'Anodonte). Chez les Acéphales pourvus uniquement de muscles adducteurs vitreux (*Lutraria, Pholas, Solen*), ou ceux chez lesquels on a supprimé leur partie nacrée (*Anodonta, Cardium, Ostrea, Unio*), l'ouverture commence immédiatement après l'éviscération. Au contraire, chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont entièrement nacrés (*Mya*) ou ceux chez lesquels on a supprimé leur partie vitreuse, l'ouverture débute plus ou moins longtemps après l'éviscération (15 à 25 heures chez *Mya truncata*, 10 à 55 heures chez *Ostrea edulis*, 2 à 4 heures chez *Anodonta Cygnea*).

On peut conclure de ces faits que le siège de la tonicité assurant le maintien de la fermeture des valves est dans la partie nacrée des muscles adducteurs, puisque dès que cette partie est supprimée, la partie vitreuse se laisse distendre plus ou moins rapidement par l'élasticité du ligament (1).

2° Chez les Anodontes et chez les *Unio*, pendant la période d'hibernation (novembre à avril), alors que les Mollusques sont engourdis, j'ai constaté que les valves restent constamment fermées, leur bords postérieurs bâillent à peine pour livrer passage à des siphons rudimentaires. Pendant la période d'activité (avril à novembre), leurs valves bâillent au contraire fréquemment d'une façon notable (2). Cela semble bien montrer que la production d'un bâillement accentué des valves se produit seulement quand ces Mollusques sont à l'état de vie active.

3° Je rappellerai enfin (voir chap. II) que les valves d'un Acéphale bâillantes et paraissant immobiles, exécutent constamment et à intervalles assez réguliers des mouvements de fermeture partiels qui témoignent probablement de la nécessité de périodes de repos et d'activité alternatives du système nerveux ganglionnaire central inhibiteur.

Il est d'ailleurs facile de montrer que la tonicité des muscles adducteurs est de beaucoup plus importante que leur force de contraction volontaire pour assurer le maintien de la fermeture des valves. En effet, j'ai constaté que chez les Acéphales dont les muscles adducteurs ont des parties nacrées d'un développement comparable à celui des parties vitreuses (*Ostrea*, *Mytilus*), la *force absolue* de ces muscles (voir chap. III) déterminée sur le Mollusque intact, ne diminue pas d'une façon sensible quand on vient de pratiquer son éviscération totale. Ce résultat, très surprenant au premier abord, pouvait être soupçonné d'après ce

(1) Chez *Mytilus edulis*, où les deux parties du muscle adducteur postérieur sont seulement différenciées au point de vue de l'aspect, la tonicité de la partie vitreuse est cependant assez importante vis-à-vis de celle de la partie nacrée. La section de l'une ou de l'autre de ces parties, chez ce Mollusque éviscéré, n'est pas suivie d'une ouverture immédiate des valves.

(2) Ces Mollusques étaient conservés dans un aquarium à fond sablonneux (*Unio*) ou vaseux (Anodonte)

qui vient d'être dit et si l'on se rappelle que sur le Mollusque intact, la tonicité, l'élasticité et la force de contraction des parties vitreuses des muscles adducteurs sont insuffisantes pour maintenir les valves fermées pendant quelque temps, simplement en faisant équilibre à la résistance élastique du ligament, laquelle est très faible vis-à-vis de la force de l'ensemble des deux parties des muscles adducteurs (voir pl. XII). D'autre part, la force de contraction des parties vitreuses des muscles adducteurs chez les Mollusques précédemment cités est peu importante vis-à-vis de leur tonicité, car j'ai constaté que le relâchement de ces parties, sous l'influence de l'élasticité du ligament, s'effectue avec la même rapidité chez ceux qui sont éviscérés ou non. Toutefois, chez ces derniers, il y a de temps en temps des fermetures plus ou moins complètes, mais de très courte durée. Chez l'Anodonte et l'*Unio*, où la différenciation des parties nacrée et vitreuse des muscles adducteurs n'est pas très marquée et chez les Acéphales dont les parties nacrées des muscles adducteurs sont très peu développées vis-à-vis des parties vitreuses (*Cardium edule*, *Mactra glauca*), j'ai constaté cependant que l'éviscération entraîne une perte de force absolue qui peut être assez importante. Le rapport de la force absolue du Mollusque intact à celle du même Mollusque éviscéré a varié entre 1,2 et 1,4 chez l'Anodonte, l'*Unio*, entre 1,7 et 2 chez le *Cardium edule* et entre 1,3 et 1,6 chez la *Mactra glauca*. Mais, si l'expérience est faite après suppression des parties vitreuses des muscles adducteurs, la force absolue des Mollusques est la même avant et après l'éviscération.

Chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont entièrement vitreux et dont les valves sont habituellement bâillantes (*Lutraria elliptica*, *Solen*) la tonicité est très faible, puisque leur éviscération est suivie immédiatement d'une ouverture rapide et importante de leurs valves (voir fig. XLVI), cette tonicité étant vaincue par la résistance élastique du ligament même peu déformé. Chez les Pholades, dont les muscles adducteurs sont entièrement vitreux, l'éviscération est suivie également de l'ou-

verture des valves, bien qu'il n'y ait pas de ligament élastique.

On peut tirer de ces expériences les conclusions suivantes :

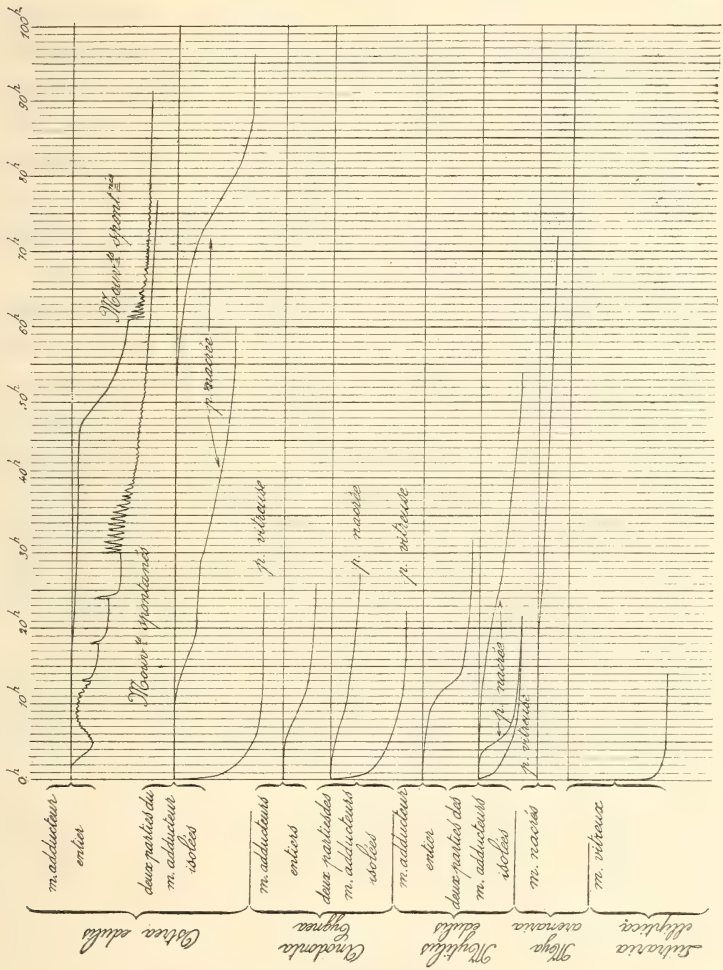


FIG. XLVI (réduite de moitié). Courbes de relâchement des muscles adducteurs de divers Acéphales éviscérés, sous l'influence de la traction exercée par l'élasticité du ligament d'union des valves. Le temps est marqué en heures. Amplification des écartements du bord des valves = 2,5. Avec *Ostrea edulis* (m. add. entier, p. nacrée) et *Mytilus edulis* (p. nacrée) on a reproduit deux des courbes les plus différentes.

1° *Chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont nettement différenciés en deux parties d'aspect nacré et vitreux, la tonicité de la partie nacrée assure à elle seule le maintien de la*

fermeture des valves. Le système nerveux ganglionnaire central n'a aucune action pour augmenter sa valeur, c'est-à-dire que cette partie des muscles adducteurs n'est pas douée de force de contraction volontaire. La tonicité de la partie vitreuse fait juste équilibre, et encore pendant un temps assez court, à l'élasticité du ligament.

2° *Chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont entièrement vitreux, la tonicité est très faible et ne fait pas équilibre à l'élasticité du ligament. Sa force de contraction, bien plus importante, ne peut avoir une certaine intensité et vaincre l'élasticité du ligament que pendant un temps assez court.*

J'ai enregistré à l'aide de l'appareil qui m'a servi à étudier le rythme des mouvements de fermeture et d'ouverture des valves des Acéphales dans les conditions physiologiques (voir fig. XXXII p. 370), le relâchement progressif des deux parties des muscles adducteurs de différents types d'Acéphales éviscérés sous l'influence de l'élasticité du ligament (1). Comme ces courbes sont très étendues, je les ai réduites dans le sens de la ligne des abcisses (temps) et je les ai groupées dans la fig. XLVI qui a été réduite de moitié. L'examen de cette figure fait encore mieux ressortir les faits que je viens d'énumérer.

J'ai cru bon également de reproduire (réduites de ½) les courbes obtenues directement avec le muscle adducteur complet et avec sa partie nacrée, chez l'Huître (voir fig. XLVII et XLVIII). L'examen de la figure XLVII, relative au muscle adducteur complet de l'Huître, montre un fait très intéressant qui ne peut guère s'expliquer que par la présence de cellules nerveuses dans le muscle adducteur. En effet, on voit que le relâchement de ce muscle, qui débute à la 14e heure, ne se fait pas régulièrement, mais qu'il est entrecoupé de nombreux mouvements spontanés ayant, par périodes, un rythme assez régulier (2). Parfois encore,

(1) Il est nécessaire de maintenir humides les muscles adducteurs et le ligament pendant les expériences en mettant à leur contact des tampons d'ouate imbibés d'eau douce ou d'eau de mer suivant les cas.

(2) Le muscle adducteur, maintenu humide par le voisinage d'un tampon de coton imbibé d'eau de mer n'était soumis à aucune cause d'excitation appréciable (contacts, variations de température, vibrations), c'est pourquoi, jusqu'à nouvel ordre, je considère ces mouvements comme spontanés.

j'ai constaté qu'un relâchement incomplet des muscles adducteurs étant effectué, celui-ci revient lentement à une longueur moindre et la conserve un temps plus ou moins long avant de se relâcher tout à fait. Je n'ai observé ces mouvements spontanés qu'avec le muscle adducteur complet et jamais quand l'une de ses parties était supprimée. Je n'ai pu les observer non plus chez l'Anodonte, le *Cardium edule*, la Moule et l'*Unio*.

Il serait intéressant de déterminer chacun des trois éléments de la force absolue des muscles adducteurs des Acéphales, c'est-à-dire la *force de contraction* dépendant du système ganglionnaire central, la *tonicité* dépendant de cellules nerveuses intra-musculaires et enfin la *force élastique* tenant à la déformation qu'ils subissent en raison de ce que les longueurs de leurs fibres sont plus petites que les distances de leurs divers points d'insertion, même dans la position de fermeture des valves.

Malheureusement, ces dé-

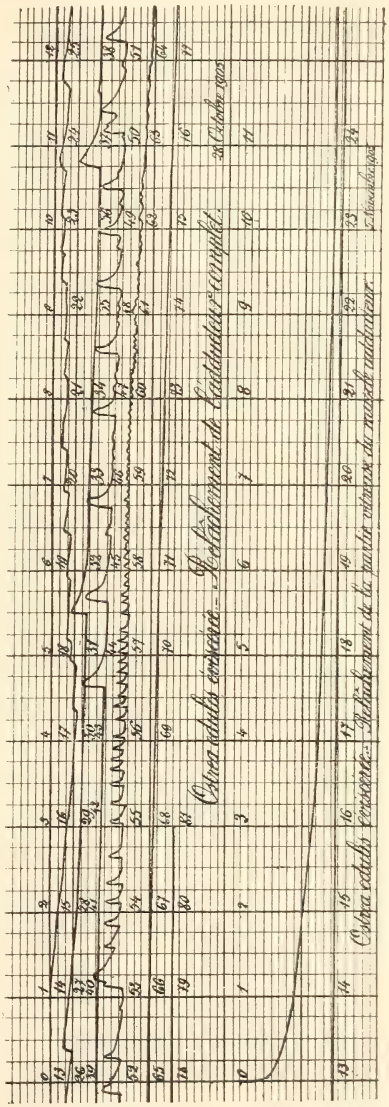


FIG. XLVII et XLVIII. (réduites de moitié). Figures analogues à la précédente, mais dans lesquelles les détails des courbes sont plus marqués. Le temps est marqué également en heures.

terminations ne peuvent être faites d'une façon rigoureuse tant qu'on n'aura pas trouvé le moyen de supprimer à volonté la tonicité comme on supprime la force de contraction volontaire par éviscération complète du Mollusque. Néanmoins, on peut arriver je crois, à faire certaines déterminations assez exactement par les méthodes suivantes :

1° On mesure la force absolue Fa sur le Mollusque intact et on le laisse se reposer un certain temps. On fait ensuite la même mesure sur ce Mollusque après l'avoir éviscéré. La force ainsi mesurée représente la somme Tm + em de la tonicité et de l'élasticité des muscles adducteurs et l'excès de la première détermination sur la seconde repésente la force de contraction volontaire F c v, c'est-à-dire que l'on a

$$Fcv = Fa - (Tm + em). \quad (1).$$

Cette force de contraction volontaire se rapporte uniquement aux parties vitreuses des muscles adducteurs, puisque avec des Acéphales dont on a supprimé les parties vitreuses, la force absolue est la même avant et après l'éviscération. Quant à déterminer séparément la tonicité et l'élasticité musculaire, cela me paraît impossible. En effet, si l'on laisse les muscles adducteurs d'un Acéphale éviscéré se relâcher complètement sous l'influence de l'élasticité du ligament, leur tonicité sera bien abolie, mais leur élasticité aura en même temps été profondément modifiée (très diminuée), en raison de la déformation considérable à laquelle ces muscles auront été soumis pendant un temps très long (parfois plusieurs jours). On doit donc se contenter de déterminer l'ensemble de ces deux éléments (Tm + em).

2° Cette méthode n'est applicable que chez les Acéphales dont les muscles adducteurs ne sont pas très nettement différenciés en deux parties (*Anodonta, Unio*) et chez ceux dont les parties nacrées de ces muscles sont très peu développées (*Car-*

(1) Si l'on voulait se borner à déterminer la force de contraction volontaire, il serait inutile de déterminer en valeur absolue les deux termes dont elle est la différence, puisque la force élastique du ligament et le poids de l'une des valves entrent dans chacun d'eux.

dium, *Mactra*). En effet, chez les Acéphales dont es muscles adducteurs sont nettement différenciés en deux parties d'aspect nacré et vitreux, j'ai déjà dit que la force absolue est la même avant ou après l'éviscération (1) et que si l'on supprime les parties nacrées, les valves commencent à bâiller immédiatement avec le Mollusque éviscéré ou non, de telle sorte qu'on ne peut, chez eux, songer à faire toutes les déterminations que je viens d'indiquer. Il faut choisir deux lots de Mollusques aussi identiques que possible. Avec l'un, on opèrera seulement sur les parties nacrées des muscles adducteurs comme je viens de l'indiquer. (On constatera que la force absolue est rigoureusement la même avant et après l'éviscération, c'est-à-dire que la force de contraction volontaire des parties nacrées est nulle). Pour les Mollusques de l'autre lot, on supprimera les parties nacrées des muscles adducteurs et on mesurera la force absolue en excitant les parties vitreuses et le manteau, puis on fera la même mesure après avoir pratiqué l'éviscération.

Chez l'Huître, j'ai constaté que la force de contraction volontaire est insignifiante quand elle doit s'exercer seulement pendant quelques secondes. En effet, un poids assez faible peut être soutenu seulement pendant quelques secondes sans que les valves bâillent de plus en plus et cela se produit que l'animal ait été éviscéré ou non. Chez les *Pecten*, la force de contraction volontaire de la partie vitreuse du muscle adducteur peut juste maintenir les valves fermées pendant quelques secondes en faisant équilibre à la résistance élastique du ligament. On sait déjà en effet que la section de la partie nacrée du muscle adducteur est suivie immédiatement d'une ouverture très large des valves.

Chez la Moule, l'ensemble de l'élasticité et de la tonicité de la partie vitreuse a une valeur assez grande, cependant plus faible que celui de la partie nacrée. Si, en effet, après avoir éviscéré deux Moules aussi identiques que possible, prises dans les

(1) Du moins sa valeur ne varie que d'une très petite quantité qu'il est par suite difficile d'apprécier.

mêmes conditions, on supprime à l'une la partie nacrée du muscle adducteur postérieur et à l'autre la partie vitreuse, on constate que la première s'ouvre plus rapidement que la seconde (fig. XLVI p. 405). La force de contraction volontaire de cette partie vitreuse est assez difficile à apprécier exactement. En tout cas, prise au bord des valves, elle ne dépasse certainement guère une centaine de grammes chez les indivdus de taille moyenne.

En somme, on voit que la force de contraction volontaire des Acéphales dont les muscles adducteurs sont formés de deux parties nettement différenciées au point de vue de l'aspect et de la sructure est très faible quand elle doit s'exercer pendant plusieurs secondes (10 à 15). Mais, cette force est beaucoup plus considérable quand elle n'a à s'exercer que pendant moins d'une seconde (durée de la fermeture des valves). On peut se rendre compte de ce fait en plaçant par exemple les doigts entre les valves d'un *Pecten maximus* bâillant, dont la partie nacrée du muscle adducteur est sectionnée et dont on excite la partie vitreuse par un courant induit. On constate alors que les doigts sont frappés et pressés énergiquement, mais seulement pendant un temps très court. Je n'ai pu encore, faute de temps suffisant passé au bord de la mer, faire des expériences pour évaluer cette force de contraction volontaire que peuvent développer les parties vitreuses des muscles adducteurs des Acéphales pendant un temps très court, juste suffisant pour amener la fermeture des valves.

Je donne dans le tableau X les résultats que j'ai obtenus pour les Acéphales dont les muscles adducteurs ne sont pas très nettement différenciés en deux parties et chez ceux dont les parties nacrées sont très peu développées. En consultant ce tableau on voit que la force de contraction volontaire, pouvant s'exercer pendant un certain temps, a une valeur notable, bien supérieure à celle de la résistance élastique du ligament.

En présence de ces résultats, un peu différents pour les deux catégories d'Acéphales dont il vient d'être question, on peut

TABLEAU X

NOM DU MOLLUSQUE	Force absolue brute en grammes (Mollusque intact) F. a.	Tonicité et élasticité musculaires brutes en grammes (Mollusque éviscéré) Tm + em	Rapport du bras de levier de la résistance à celui de la puissance	Poids d'une valve en grammes	Section des muscles adducteurs en cmq.		Elasticité du ligament en gr. évaluée au niveau de l'action des muscles adducteurs	Force de contraction volontaire brute Fcv. en grammes	Force de contraction volontaire vraie Fcv. en grammes		Tonicité et élasticité musculaire vraies en grammes Tm + em	
					partie nacrée	partie vitreuse			totale	par cmq. de section	totale	par cmq. de section
Cardium edule	750	500	$\frac{25}{9}$	3	0,07	0,32	27	250	694,4	2.170	1.419	3.638
Mactra glauca.....	2.430	1.830	$\frac{55}{20}$	15	0,16	1,45	1.045	700	1.925	1.396,5	6.092,5	3.784
Anodonta Cygnea.....	1.430	1.130	$\frac{41}{20,5}$	8	0,40	0,65	230	300	600	923	2.498	2.380
Unio tumidus	1.235	935	$\frac{29}{11}$	7	0,17	0,35	180	300	791	2.260	2.652	5.100

se demander si la faible force de contraction volontaire un peu soutenue, constatée chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont nettement différenciés en deux parties au point de vue de l'aspect et de la structure et dont les parties nacrées ont été sectionnées, ne tient pas, en partie au moins, à l'action dépressive du traumatisme auquel ils ont été soumis et auquel ces Acéphales seraient plus sensibles que les autres. Quoiqu'il en soit, les propriétés de la partie nacrée, observées d'abord par COUTANCE chez le *Pecten* et que j'ai pu mettre également en évidence chez les autres Acéphales (voir fin du chap. II), permettent de comprendre le mécanisme de la fermeture des valves même avec une très faible force de contraction volontaire un peu soutenue. Lors d'une excitation, ou sous l'influence de la volonté de l'animal, *les parties vitreuses des muscles adducteurs ramènent rapidement les valves au contact en déployant une assez grande force, mais peut être à chaque instant de la contraction et en tout cas à la fin, les parties nacrées maintiennent les valves dans leur position acquise, venant ainsi en aide à chaque instant aux parties vitreuses d'une façon en quelque sorte passive qu'on*

peut comparer, je crois, à l'action du cliquet sur la roue motrice d'une grue, qui l'empêche de revenir en arrière lorsqu'elle a avancé d'une dent.

CHAPITRE V

EXCITABILITÉ

Dans les conditions de vie normale, lorsque les muscles adducteurs des Acéphales se contractent, ils ne reçoivent leurs excitations que par l'intermédiaire du système nerveux. Ces excitations proviennent directement des ganglions quand le Mollusque ferme spontanément ses valves et indirectement quand il les ferme à la suite d'une excitation portée par exemple sur les bords du manteau. Mais, les muscles adducteurs sont excitables directement, non seulement chez les Mollusques intacts, mais encore chez ceux qui ont été complètement éviscérés, c'est-à-dire dont ces organes ont été complètement isolés des ganglions nerveux.

J'ai fait des recherches sur d'assez nombreuses espèces (*Anodonta Cygnea, Cardium edule, Ensis siliqua, Gryphea angulata, Lutraria elliptica, Mytilus edulis, Ostrea edulis, Pecten maximus, Pecten varius, Tapes decussatus, Unio tumidus, Venus verrucosa*), mais malheureusement le temps m'a manqué pour les étendre sur ces muscles aussi complètement que d'autres auteurs ont pu le faire pour les muscles striés des Vertébrés.

Quoi qu'il en soit, les résultats que j'ai obtenus sont assez différents, ainsi qu'on le verra, de ceux de Fick et de Biedermann qui se rapportent uniquement à l'Anodonte éviscérée.

J'ai employé comme source d'électricité un accumulateur 20 A. H., 4 V., 4 et la bobine à chariot de du Bois-Reymond (modèle de Ranvier) dans la position où le circuit inducteur est enfoncé complètement dans le circuit induit. Dans le cas de l'excitation par le courant continu, le signal est placé en dérivation sur le courant qui est lancé dans le muscle à l'aide de la

clef de du Bois-Reymond, mais un rhéostat est intercalé dans le circuit du signal afin qu'il n'y passe qu'un courant juste suffisant pour faire marcher ce signal. Chez les Dimyaires, le courant constant, les secousses d'induction et le courant induit sont portés simultanément aux deux muscles grâce à un commutateur de Pohl. Voici le résultat de mes recherches :

1° L'excitabilité des muscles adducteurs aux différents agents diminue très rapidement à la suite d'excitations portées précédemment sur eux. Si, par exemple, on excite les muscles d'un Acéphale éviscéré ou non par des secousses d'induction en attendant chaque fois que les valves reviennent dans la même position (1), on constate que l'amplitude de ces contractions diminue progressivement et que la période d'excitation latente augmente parallèlement. Ce phénomène est particulièrement accentué lorsque l'on emploie le courant induit comme excitant. Cette propriété est très importante à considérer, car elle conduit, soit à faire des expériences suffisamment espacées sur un Mollusque, soit à n'en faire qu'une seule.

2° Les muscles adducteurs conservent leur excitabilité aux différents agents plus longtemps que le système nerveux. Ainsi par exemple, chez l'Huître, le *Pecten*, en train de mourir, une excitation mécanique ou électrique portée sur les bords du manteau ne produit aucune contraction des muscles adducteurs, bien que ces bords entrent eux-mêmes en contraction, tandis que les mêmes excitations agissent très nettement si elles sont portées directement sur les muscles adducteurs. Je rappelle que, d'après Coutance (**1878** *a*), le muscle adducteur de *Pecten maximus* serait encore excitable au courant induit, quand il commence à entrer en putréfaction.

3° Par ordre d'activité croissante, on peut ranger ainsi en général les différents excitants des muscles adducteurs : piqûre, choc d'induction de fermeture, choc d'induction de

(1) Les contractions des muscles adducteurs (sauf celui de la partie vitreuse des *Pecten*) sont suivies, en effet, d'une contracture qui peut durer parfois plusieurs heures et qui maintient les valves dans leur position acquise à la fin de ces contractions.

rupture, fermeture d'un courant constant, courant induit. Très rarement l'ouverture du courant constant agit, alors que sa fermeture avait produit une contraction nette. Voici le résumé des différentes observations que j'ai faites à ce sujet sur quelques Acéphales éviscérés ou non.

Ostrea edulis éviscérée.

Partie nacrée supprimée (1).

a) Partie vitreuse commençant à se relâcher.

insensible { excitations mécaniques (piqûres).
ouverture d'un courant constant.
secousses d'induction isolées.

insensible ou à peine sensible { fermeture d'un courant constant.
courant induit.

b) Partie vitreuse à peu près complètement relâchée (16 h. après).

insensible { ouverture d'un courant constant.
secousses d'induction isolées.

sensible { fermeture d'un courant constant.
courant induit.

c) Partie vitreuse complètement relâchée depuis quelque temps (24 h. après).

sensible { fermeture d'un courant constant.
ouverture d'un courant constant (très peu).
secousses d'induction isolées.
courant induit.

Partie vitreuse supprimée.

a) Partie nacrée relâchée incomplètement.

sensible { fermeture d'un courant constant.
courant induit.

(1) Si l'Huître bâille complètement lors de l'éviscération, la partie vitreuse du muscle adducteur est d'emblée excitable aux différents agents sauf à l'ouverture d'un courant constant. Parfois, mais très rarement, la partie vitreuse en train de se relâcher (l'éviscération ayant été pratiquée lorsque l'Huître était fermée), est excitable d'emblée aux différents agents.

insensible { piqûre.
ouverture d'un courant constant.
secousses d'induction isolées.

b) Partie nacrée relâchée complètement.

sensible fermeture d'un courant constant.

insensible { piqûre.
ouverture d'un courant constant
secousses d'induction isolées.
courant induit.

En somme, après l'éviscération, l'excitabilité de la partie vitreuse du muscle adducteur augmente, tandis que celle de la partie nacrée diminue. Quand les deux parties du muscle adducteur sont conservées, il est facile de prévoir quelle doit être l'action des différents excitants. Au début, ils agissent sur la partie nacrée et plus tard sur la partie vitreuse.

Ostrea edulis non éviscérée.

Partie nacrée supprimée.

Pendant le relâchement de la partie vitreuse, celle-ci est très excitable aux différents agents et cette excitabilité diminue au fur et à mesure que le relâchement s'accentue. Résultat exactement contraire à celui que l'on constate quand l'Huître a été éviscérée.

Anodonta Cygnea éviscérée.

Parties nacrées supprimées.

a) Parties vitreuses commençant à se relâcher

sensibles { fermeture et ouverture d'un courant constant.
secousses d'induction isolées.
courant induit.

b) Parties vitreuses relâchés complètement.

deviennent de plus en plus insensibles { fermeture d'un courant constant.
secousses d'induction (fermeture).

restent sensibles	secousses d'induction (rupture). ouverture d'un courant constant. courant induit.

c) parties vitreuses déjà relâchées depuis quelque temps.

insensibles	fermeture d'un courant constant. secousses d'induction isolées. courant induit.
restent sensibles	ouverture d'un courant constant.

Parties vitreuses supprimées.

Parties nacrées en relâchement incomplet.

sensibles	ouverture d'un courant constant (peu). courant induit.
insensibles	fermeture d'un courant constant. secousses d'induction isolées.

Quand les deux parties des muscles adducteurs sont conservées, au début du relâchement l'action se fait surtout sentir sur les parties vitreuses et plus tard sur les parties nacrées, car le courant induit agit encore alors que les autres excitants ne le font plus.

Mytilus edulis éviscérée.

Les deux parties, nacrée et vitreuse, du muscle adducteur postérieur ont des propriétés analogues vis-à-vis des excitants de sorte l'on observe des phénomènes analogues quand on opère soit sur l'une de ces deux parties, soit sur leur ensemble. Voici les résultats obtenus avec le muscle adducteur postérieur complet :

a) début du relâchement.

sensible	piqûre (peu). fermeture d'un courant constant (peu). courant induit.
insensible	ouverture d'un courant constant. secousses d'induction isolées.

b) relâchement complet.

sensible	fermeture d'un courant constant. ouverture d'un courant constant (peu). courant induit.
insensible	piqûre. secousses d'induction isolées.

Cardium edule éviscéré (1).

Parties nacrées supprimées.

Au début du relâchement, les parties vitreuses sont excitables par tous les agents, l'ouverture d'un courant constant excite cependant à peine. Elles perdent leur excitabilité rapidement et dans l'ordre suivant : ouverture d'un courant constant, secousses d'induction isolées, fermeture d'un courant constant et enfin courant induit.

Parties vitreuses supprimées.

Les parties nacrées relâchées incomplètement ne sont pas excitables à la fermeture d'un courant constant et aux secousses d'induction isolées, enfin elles sont bien excitables au courant induit.

Ensis siliqua. Lutraria elliptica (*éviscérées*).

Les muscles adducteurs entièrement vitreux, se relâchent immédiatement après l'éviscération. Ils se comportent comme les parties vitreuses des muscles adducteurs de *Cardium edule* et comme eux perdent rapidement leur excitabilité. Par exemple, 12 heures après l'éviscération, ils ne sont plus excitables que par le courant induit.

4° La période d'excitation latente (temps perdu) (2), des muscles adducteurs est en général assez longue et en rapport direct avec la durée de leur contraction ; autrement dit, plus ces muscles adducteurs se contractent rapidement, plus la durée

(1) En raison de la faiblesse de l'élasticité du ligament, lorsque les deux parties des muscles adducteurs sont conservées, les valves ne commencent à s'ouvrir qu'au bout de 6 jours au moins et alors les muscles ne sont plus excitables.

(2) Voir au chap. VI CONTRACTILITÉ la méthode employée pour déterminer les durées de cette période.

de leur période latente d'excitation est courte et inversement. Par exemple, au point de vue de la rapidité de la contraction des muscles adducteurs, ainsi qu'à celui de la brièveté de la période d'excitation latente, on peut ranger dans l'ordre suivant les Acéphales les plus communs : *Pecten*, *Cardium*, *Ostrea*, *Anodonta*, *Mytilus*. D'ailleurs, la détermination de la durée de cette période est très difficile à effectuer lorsque les muscles adducteurs sont dans les conditions physiologiques. On ne peut guère songer à la mesurer que chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont formés uniquement d'une partie vitreuse (*Lutraria*, *Solen*) ou chez ceux dont on peut supprimer facilement la partie nacrée (*Cardium*, *Ostrea*, *Pecten*) et qui maintiennent leurs valves ouvertes alors même qu'on a enfoncé deux fines électrodes dans ces muscles. Pour toutes les autres espèces, il faut se contenter de la mesurer sur les muscles relâchés plus ou moins complètement à la suite de l'éviscération complète de l'animal, ou sur les muscles normaux, mais excités par l'intermédiaire des nerfs du manteau. Dans ce dernier cas, cette durée est plus grande que celle mesurée par excitation directe des muscles plus ou moins relâchés, car elle comprend, outre la période latente des muscles, la somme des durées du transport de l'excitation aux ganglions nerveux, de sa transformation dans ces ganglions et enfin de son transport jusqu'à ces muscles. Je ferai encore les remarques suivantes :

a) Dans les mêmes conditions, la durée de la période d'excitation latente varie parfois avec la nature de l'excitant, mais en général dans d'étroites limites.

b) La durée de la période d'excitation latente varie, pour un même excitant, avec l'état des muscles (relâchement plus ou moins complet et produit depuis plus ou moins de temps, excitations portées antérieurement sur les muscles). Le tableau XI donne les durées de la période d'excitation latente des muscles adducteurs de quelques Acéphales, pris dans différentes conditions et pour différents excitants.

TABLEAU XI

Durées de la période d'excitation latente (temps perdu) des muscles adducteurs de quelques Acéphales pris dans des conditions déterminées.

NOM DU MOLLUSQUE	Etat du Mollusque	Lieu de l'excitation	Nature de l'excitant	Temps perdu en secondes
Pecten varius.....	entier, p. m. nacrée sectionnée.	p. m. vitreuse.	f. et o. courant	0'',026 et 0'',033
	id., 3e et 4e exp.	*id.*	sec. f. et sec. rupt.	0'',015
	id., 5e exp.	*id.*	c. induit.	0'',013
	id., 1re exp.	*id.*	sec. rupt.	0'',01
	éviscéré, p. m. vitreuse sectionnée.	p. m. nacrée.	f. courant	0'',43
	id.	*id.*	c. induit.	0'',46
	Les secousses d'induction donnant des contractions limitées, il est difficile de mesurer avec exactitude la durée du temps perdu.			
Cardium edule.....	entier, p. m. nacrée sectionnée.	manteau	f. et o. courant.	0'',11 et 0'',12
	id., 3e et 4e exp.	*id.*	sec. f. et sec. rupt.	0'',12 et 0'',13
	id., 5e exp.	*id.*	c. induit.	0'',11
	entier, p. m. nacrée sectionnée.	p. m. vitreuses	f. et o. courant.	0'',025 et 0'',09
	id., 3e et 4e exp.	*id.*	sec. f. et sec. rupt.	0'',025
	id., 5e exp.	*id.*	c. induit.	0'',033
	entier, p. m. vitr. sectionnées.	p. m. nacrées.	c. induit.	0'',11
Cardium Norvegicum.	éviscéré.	muscles entiers	f. courant.	0'',085
	id., 2e et 3e exp.	*id.*	sec. f. et sec. rupt.	0'',17 et 0'',10
	id., 4e. exp.	*id.*	c. induit.	0'',17
Anodonta Cygnea....	éviscérée, p. m. nacrée supprimée, début du relâchement.	p. m. vitreuses	f. et o. courant.	0'',19 et 0'',18
	id., 3e et 4e exp.	*id.*	sec. f. et sec. rupt.	0'',19 et 0,13
	id., 5e exp. et exp. sur d'autres individus.	*id.*	c. induit.	0'',14 à 0,''09
	éviscérée.	muscles entiers	f. courant.	0'',13
	id., 2e et 3e exp.	*id.*	sec. f. et sec. rupt.	0'',14 et 0'',10
	id., 4e exp. et exp. sur d'autres individus.	*id.*	c. induit.	0'',07 à 0'',04
Ostrea edulis.....	entière, p. m. nacrée sectionnée.	manteau	f. courant.	0'',13
	id.	*id.*	c. induit.	0'',34
	entière.	*id.*	c. induit.	0'',084 à 0'',63
	entière, p. m. nacrée sectionnée.	p. m. vitreuse.	f. courant.	0'',04
	id.	*id.*	sec. f. et sec. rupt.	0'',10 et 0'',08
	id.	*id.*	c. induit.	0'',07
	entière, p. m. vitr. sectionnée.	p. m. nacrée.	sec. ferm.	0'',16
	id.	*id.*	c. induit.	0'',15

NOM DU MULLUSQUE	Etat du Mollusque	Lieu de l'excitation	Nature de l'excitant	Temps perdu en secondes
Ostrea edulis.....	éviscérée, p. m. nacrée sectionnée, 16 h. après l'opération.	p. m. vitreuse.	f. courant,	0",17
	id.	*id.*	c. induit.	0",25
	éviscérée, p. m. vitr. sectionnée.	p. m. nacrée.	f. courant.	0",76
	id.	*id.*	c. induit.	0",42
Gryphea angulata ...	entière, p. m. nacrée sectionnée, relâchement incomplet.	p. m. vitreuse.	f. et o. courant.	0",085
	id., 3e et 4e exp.	*id.*	sec. f. et sec. rupt.	0",073 et 0",063
	id., 5e exp.	*id.*	c. induit.	0",06
Acanthocardium sp..	entier.	manteau.	sec. rupt.	0",12
Pectunculus glycimeris.....	*id.*	*id.*	*id.*	0",20
Tapes decussatus....	entier, muscles entiers.	manteau.	sec. f. et sec. rupt.	0",25 et 0",19
	id.	*id.*	c. induit.	0",18
	id.	muscles.	c. induit.	0",08
	éviscéré fraîchement, muscles entiers.	muscles.	sec. f. et sec. rupt.	0",21 et 0",085
	id.	*id.*	c. induit.	0",10
Venus verrucosa.....	entière, muscles entiers.	manteau.	sec. f. et sec. rupt.	0",19 et 0",17
	id.	*id.*	c. induit.	0",18
	id.	muscles.	c. induit.	0",08
	éviscérée, muscles entiers, 1re exp.	muscles.	c. induit.	0",085
	2e exp. (4 h. après).	*id.*	*id.*	0",075
	3e exp. (12 h. après).	*id.*	f. courant.	0",16
	4e exp. (12 h. après).	*id.*	c. induit.	0",32
Ensis siliqua..... (m. add. entièr. vitr.)	entier.	manteau.	c. induit.	0",11
	éviscéré.	muscles.	f. et o. courant.	0",21
	id.	*id.*	sec. f. et sec. rupt.	0",07 et 0",06
	id.	*id.*	c. induit.	0",06
Lutraria elliptica.... (m. add. entièr. vitr.)	entière.	manteau.	c. induit.	0",19
	éviscérée.	muscles.	f. courant.	0",25
	id.	*id.*	sec. rupt.	0",21
	id.	*id.*	c. induit.	0",19
Mytilus edulis..... (m. add. formé d'une partie nacrée et d'une partie vitreuse ayant la struct. de la partie nacrée.)	entière.	manteau.	c. induit.	1",5
	entière, p. m. vitr. sectionnée.	p. m. nacrée.	f. courant.	0",32
	entière, p. m. nacrée sectionnée.	p. m. vitreuse.	c. induit.	0",48
	éviscérée, m. relâchés complètement.	muscle adduct. post.	f. courant.	0",65
	id.	*id.*	c. induit.	0",65

CHAPITRE VI

CONTRACTILITÉ

A. — Muscles pris dans les conditions physiologiques.

A ma connaissance, aucun auteur n'a étudié la contraction des muscles adducteurs des Acéphales dans les conditions physiologiques (1). Les recherches assez complètes que j'ai faites sur ce point me font supposer qu'il faut attribuer cette lacune dans l'étude de la contractilité musculaire, non pas tant à la difficulté de faire les expériences, qu'à la patience qu'il faut souvent avoir pour guetter le moment propice où le Mollusque s'étant ouvert spontanément veut bien attendre qu'on l'excite pour se refermer.

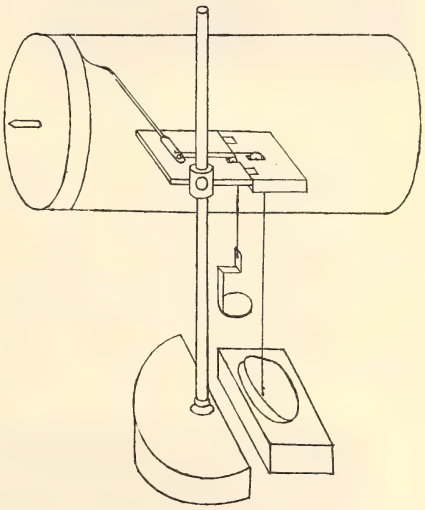


Fig. XLIX.

Méthode employée. — On fixe solidement sur un bloc métallique l'une des valves de l'animal à l'aide de glu marine ou de poix de Bourgogne. On relie l'autre valve au levier d'un myographe par l'intermédiaire d'un crochet engagé dans une petite échancrure de cette valve et d'un fil qui, en se dirigeant verticalement, passe sur une poulie dont l'axe horizontal est porté par une plaque de liège adaptée au plateau du myographe (fig. XLIX). Quand la valve libre est presque plane (Huître,

(1) Fick et Biedermann ont seulement fait quelques expériences sur le muscle adducteur postérieur de l'Anodonte ayant perdu plus ou moins complètement sa tonicité à la suite de l'éviscération complète de l'animal. Jolyet et Sellier ont opéré sur le muscle adducteur du *Pecten* maximus détaché des valves.

Pecten), il est préférable pour avoir une fixation sûre, d'engager le crochet dans un petit trou percé au foret près du bord libre de cette valve. Il faut régler la longueur du fil de telle sorte que les valves du Mollusque bâillant largement, le levier du myographe ait une direction perpendiculaire à l'axe du cylindre enregistreur. Le bloc métallique portant le Mollusque peut rester dans l'air ou être plongé dans un cristallisoir contenant de l'eau douce ou de l'eau de mer. On met sur le plateau du myographe un poids juste suffisant pour assurer la mobilité régulière du levier. L'expérience m'a montré qu'un poids de 50 grammes convient très bien pour le myographe de Marey, ce qui correspond à une tension réelle du

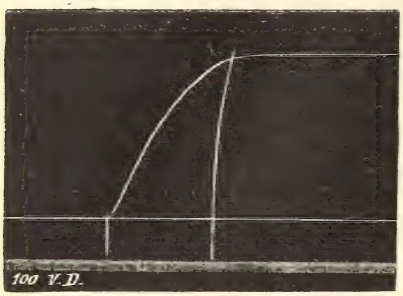


FIG. L (réduite de 1/3). *Ostrea edulis* plongée dans l'eau de mer artificielle. Fermeture des valves sous l'influence d'une faible excitation mécanique des bords du manteau. Durée de la fermeture = 0",43. Besançon, octobre 1903.

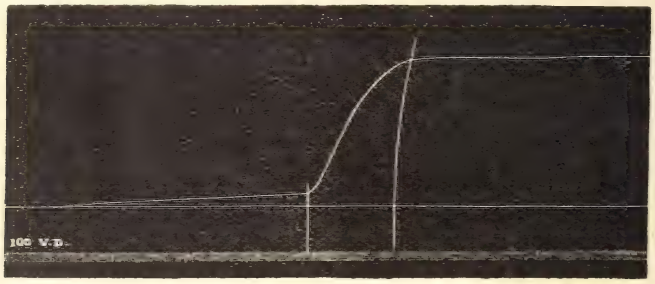


FIG. LI (réduite de 1/3). *Ostrea edulis* ouverte dans l'air et s'étant fermée spontanément. Durée de la fermeture = 0",35. Besançon, octobre 1903.

fil de $50 \times \frac{1,25}{25} = 2$ gr. 5, lorsque le curseur du levier est à 25 mm. de l'axe qui porte la poulie à gorge dont le rayon est 1 mm. 25.

Le Mollusque bâillant et la plume du myographe étant réglée,

on met le cylindre enregistreur en mouvement et on excite le bord du manteau, soit

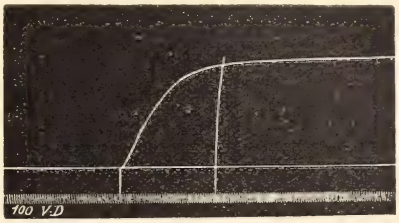


FIG. LII (réduite de 1/3). *Anodonta Cygnea* ouverte dans l'air. Fermeture des valves sous l'influence du courant induit de la bobine de du Bois-Reymond lancé sur les bords du manteau par deux fines électrodes en fil de platine. Durée de la fermeture = 0",40. Besançon, août 1905.

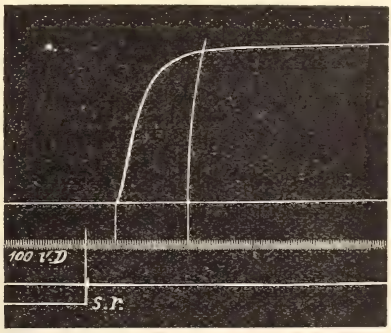


FIG. LIV (réduite de 1/3). *Acanthocandium sp.* = *Cardium echinantum* ouvert dans l'air. Fermeture des valves sous l'influence d'une secousse d'induction de rupture de la bobine de du Bois-Reymond actionnée par un accumulateur 20 A. H., 4 V., 4 et agissant sur les bords du manteau par l'intermédiaire de deux fines électrodes en platine mises en place alors que le mollusque était fermé. Temps perdu = 0",12. Durée de la fermeture = 0",29. Arcachon, septembre 1905. Acéphales donnant des courbes analogues : *Mactra glauca*, *Psammobia vespertina*, *Ostrea edulis* (été).

mécaniquement (piqûre, simple contact), soit par un courant induit lancé par deux électrodes en minces

FIG. LIII (réduite de 1/2). *Anodonta Cygnea* placée dans les mêmes conditions que précédemment, mais l'expérience ayant eu lieu en novembre 1905. A cette saison, les Anodontes ont leurs valves presque constamment fermées et elles ne bâillent que très rarement et d'une petite quantité. Un tasseau de bois a été introduit entre les valves et on l'a retiré ensuite avec précaution. Aussitôt les valves se sont fermées, d'abord brusquement par suite de l'élasticité des muscles adducteurs mise en jeu par la présence du tasseau, puis bien plus lentement par la contraction de ces muscles. Acéphales se comportant d'une façon analogue : *Unio tumidus*.

fils de platine rapprochés, en relation avec les bornes de la bobine d'induction de du Bois-Reymond et mises en contact des bords du manteau, alors que le Mollusque était fermé, par une petite échancrure pratiquée au bord des valves. Quand on veut employer ce dernier mode d'excitation, le Mollusque doit être hors de l'eau.

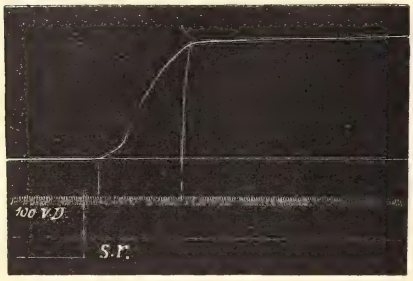


FIG. LV (réduite de 1/3). *Ensis siliqua* traité comme *Acanthocardium* sp. Temps perdu = 0'',06. Durée de la fermeture = 0''34. Arcachon, septembre 1905.

Acéphales donnant des courbes analogues : *Solen vagina.*

J'ai constaté que les excitations électriques produisent des contractions identiques, ce qui n'a pas toujours lieu avec des excitations mécaniques, mais j'ai constaté aussi que les excitations mécaniques peuvent produire des contractions identiques à celles provoquées par

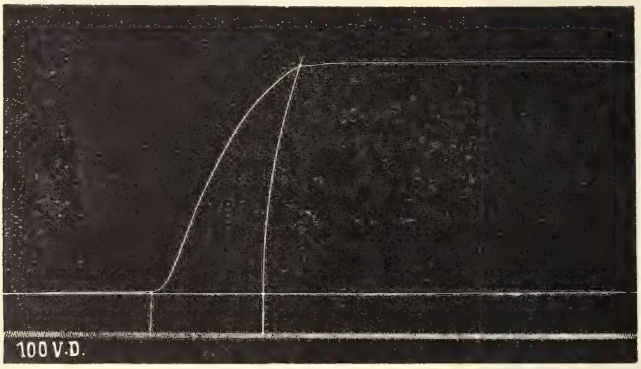


FIG. LVI (réduite de 1/3). *Cardium Norvegicum* ouvert dans l'air. Fermeture des valves sous l'influence du courant induit de la bobine de du Bois-Reymond lancé sur les bords du manteau. Durée de la fermeture = 0'',47. Besançon, avril 1904.

des secousses d'induction, des courants induits, ou même à celles que le Mollusque exécute spontanément (fig. L et LI, p. 422) d'autre part, j'ai reconnu que la présence de l'eau ne

modifie pas les caractères des courbes de contraction d'une façon bien sensible, celles-ci ont une obliquité ascendante un peu moins grande par suite de la résistance apportée par ce liquide au mouvement des valves. Chez les *Pecten* cependant, où les contractions sont très rapides, la déformation est plus importante, parce que la résistance au mouvement de fermeture des valves croît comme le carré de cette vitesse de fermeture. Il en résulte que pour avoir la vraie forme de la courbe de contraction des muscles adducteurs des Acéphales dans les conditions physiologiques, il convient d'employer comme excitant, les simples secousses d'induction ou les courants induits portés sur les bords du manteau de ces Mollusques placés hors de l'eau. Pour tous les Acéphales, sauf les *Pecten*, il convient d'employer la moyenne vitesse du cylindre enregistreur de Marey. Pour ces derniers, j'ai employé en général la grande vitesse.

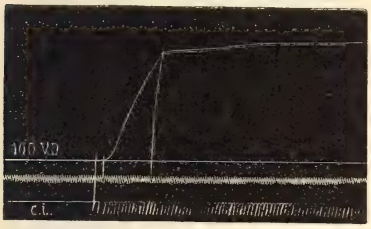


FIG. LVII (réduite de 1/3). *Cardium edule* ouvert dans l'air. Fermeture des valves sous l'influence du courant induit de la bobine de du Bois-Reymond lancé dans les muscles adducteurs à l'aide de fines électrodes en fil de platine enfoncées dans leur intérieur par deux petites échancrures pratiquées au bord de ces valves. Temps perdu = 0'',03. Durée de la fermeture des valves = 0'',21. Besançon, mars 1907.

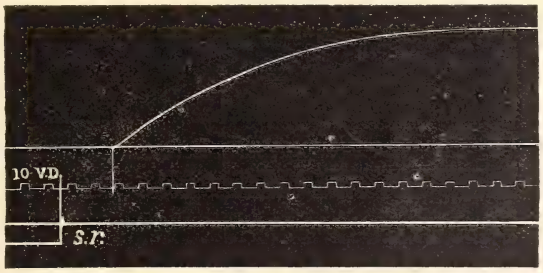


FIG. LVIII (réduite de 1/3). *Pectunculus glycimeris* traité comme *Acanthocardium* sp., fig. LIV. Temps perdu = 0'',21. Durée de la fermeture = 1'',5. Arcachon, septembre 1905. Acéphales donnant des courbes analogues : *Tapes decussatus*, *T. edulis*.

Les expériences sont particulièrement faciles à exécuter chez les *Pecten*, les *Solen*, les Lutraires, les Pholades, etc. dont les

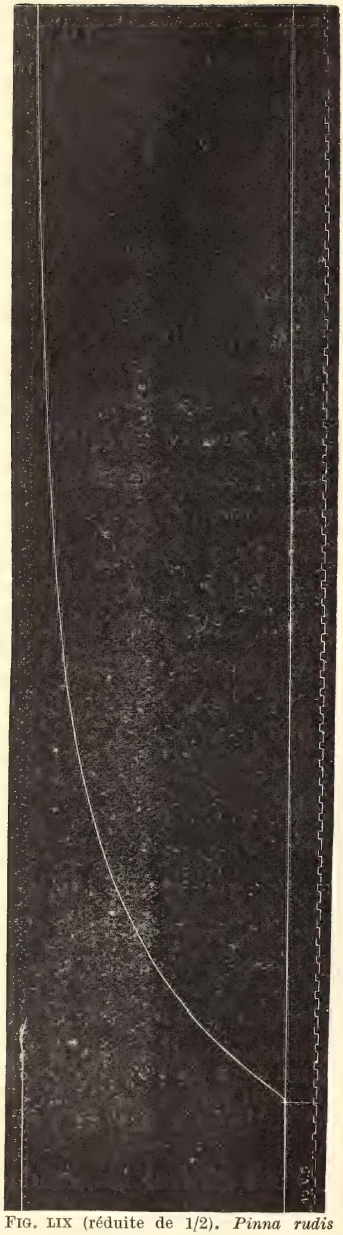


FIG. LIX (réduite de 1/2). *Pinna rudis* traitée comme *Cardium Norvegicum*, fig. LVI. Durée de la fermeture = 5". Arcachon, septembre 1905. Acéphales donnant des courbes analogues : *Avicula Tarentina*.

valves bâillent le plus habituellement. Elles nécessitent au con-

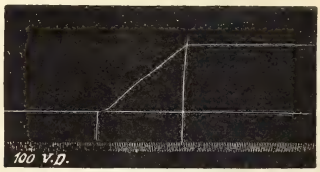


FIG. LX (réduite de 1/3). *Tellina crassa* traitée comme *Pinna rudis*, fig. LIX. Durée de la fermeture = 0",34. Besançon, avril 1904.

traire une forte dose de patience chez les Acéphales dont les valves sont habituellement fermées (Anodonte, Dosinie, Huître, Moule, *Tapes*, *Unio*, *Venus*, etc). Dans certains cas, j'ai déterminé le temps perdu , mais je dois faire remarquer qu'il représente non seulement le temps perdu musculaire, mais encore la somme des durées de la transmission de l'excitation aux ganglions nerveux, de son élaboration dans ces ganglions

FIG. LXI (réduite de 1/2). *Lutraria elliptica* traitée comme les précédents. Durée de la fermeture = 2",25. Besançon, avril 1904.

FIG. LXII (réduite de 1/2). *Mytilus edulis* plongée dans l'eau de mer artificielle. Fermeture des valves sous l'influence d'une faible excitation mécanique des bords du manteau. Durée de la fermeture = 5",6. Besançon, novembre 1905.

et enfin de sa transmission aux fibres musculaires. Le temps perdu musculaire ne peut guère être déterminé sur le Mollusque pris dans les conditions physiologiques que chez certaines espèces dont les valves bâillent habituellement quand même on a enfoncé les deux fines électrodes en platine dans leurs muscles adducteurs (*Pecten*, *Pholas*, *Lutraria*, *Solen*). Pour mesurer le temps perdu des muscles adducteurs de la plupart des Acéphales, j'ai dû les éviscérer et attendre que ces muscles se soient relâchés, c'est-à-dire aient perdu plus ou moins complètement leur tonicité sous l'influence de la traction exercée sur eux par le ligament élastique (voir chap. V. EXCITABILITÉ).

J'ai reproduit ici quelques-unes des courbes de contraction des muscles adducteurs les plus ca-

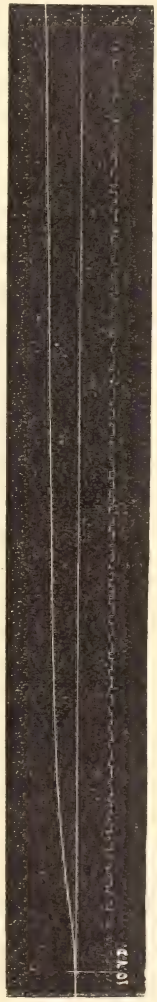


FIG. LXIII (réduite de 1/2). *Dosinia exoleta* traitée comme *Lutraria elliptica*, fig. LXI. Durée de la fermeture des valves = 5,"4. Institut Marey, avril 1904.

ractéristiques, obtenues en employant soit des excitations mécaniques, soit des excitations électriques (courants induits ou secousses d'induction isolées). J'ai indiqué de plus, dans la légende de chacune des figures les noms des Acéphales qui m'ont donné des courbes de contraction analogues.

L'examen de ces courbes montre qu'elles sont constituées par deux parties : l'une ascendante, plus ou moins inclinée sur l'horizontale et qui correspond à la période de fermeture ; l'autre horizontale qui est tracée par la plume alors que les valves sont fermées d'une façon durable. Dans la partie ascen-

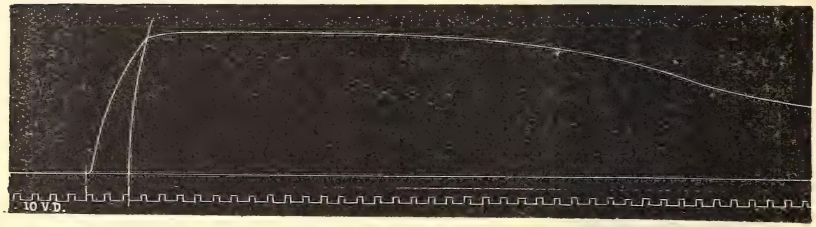


FIG. LXIV (réduite de 1/2). *Pholas dactylus*, traitée comme *Lutraria elliptica*. Durée de la fermeture des valves = 0'',23. Malgré l'action continue du courant induit, les muscles adducteurs ont commencé à se relâcher au bout de 1'',4.

dante, on peut distinguer en général trois régions : la première, très réduite, est d'abord tangente à l'horizontale puis s'élève ensuite rapidement en présentant une concavité supérieure ; la deuxième, bien plus longue, est très voisine d'une droite plus ou moins inclinée sur l'horizontale ; enfin, la troisième, plus ou moins développée, a la forme d'une courbe à concavité inférieure et se raccorde plus ou moins brusquement avec l'horizontale correspondant à la fermeture. Il résulte du mode d'inscription que la pente de la partie ascendante de la courbe de contraction est proportionnelle à chaque instant à la vitesse de fermeture des valves. On voit donc, d'après cela, que la vitesse de fermeture, d'abord très faible (inertie du levier et surtout de la résistance élastique du ligament), croît ensuite très rapidement et reste uniforme pour se ralentir enfin progressivement (augmentation de la résistance élastique du liga-

ment) jusqu'à devenir nulle au moment où les valves arrivent au contact, ce qui évite le choc de ces valves. En somme, ces courbes sont analogues à celles du tétanos d'un muscle strié de Vertébré, leur partie ascendante étant toutefois, sauf chez les *Pecten*, bien moins inclinée sur l'horizontale d'origine. On verra dans la deuxième partie de ce chapitre, à l'article « CONTRACTILITÉ DES MUSCLES ADDUCTEURS ISOLÉS AYANT PERDU PLUS OU MOINS COMPLÈTEMENT LEUR TONICITÉ » que ce mode de contraction est normal et spécial aux muscles adducteurs ainsi qu'à certains autres muscles de ces animaux ayant une structure analogue. Il ne dépend en effet ni de la présence du système nerveux ganglionnaire extra-musculaire, ni du mode d'excitation (excitation mécanique, fermeture d'un courant de pile, secousses d'induction, courant induit).

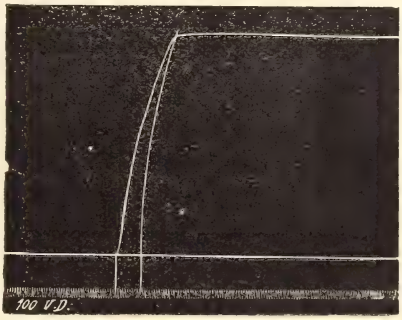


FIG. LXV (réduite de 1/3). *Pecten varius* traité comme *Lutraria elliptica*. Durée de la fermeture des valves = 0'',1. Arcachon, septembre 1905. Acéphales donnant des courbes analogues : *Pecten opercularis, P. maximus.*

Il faut encore faire remarquer que la forme des courbes de contraction des muscles adducteurs varie avec la saison, du moins chez certains Acéphales qui s'engourdissent pendant l'hiver (Anodonte, *Unio*). Les courbes de fermeture des valves de l'Anodonte, prises aux mois d'août et de novembre et que j'ai reproduites (fig. LII et LIII), sont très différentes. Chez d'autres Acéphales (Huîtres, *Cardium*), je n'ai pas observé de différences bien sensibles suivant les saisons. L'état des Mollusques a encore une très grande influence sur la forme des courbes de fermeture de leurs valves. Lorsque ceux-ci sont depuis longtemps hors de l'eau (cas général) ou ont été maintenus en captivité dans les bassins (*Pecten*), la fermeture des valves est très ralentie. Par exemple, avec l'Huître, on obtient des courbes analogues à celles de la Moule (comparer les fig. L, LI et

LXII) ; avec la Moule, des courbes analogues à celles de la Dosinie (comparer les fig. LXII et LXIII) ; avec les *Cardium* des courbes analogues à celles des *Pectunculus* (comparer les fig. LVI, LVII et LVIII) ; avec les *Pecten*, des courbes analogues à celles des *Cardium* (comparer les fig. LXV, LVI et LVII).

Je dois ajouter cependant que beaucoup d'Acéphales supportent admirablement un transport d'un ou deux jours depuis le milieu de l'automne jusqu'au début du printemps (Huîtres,

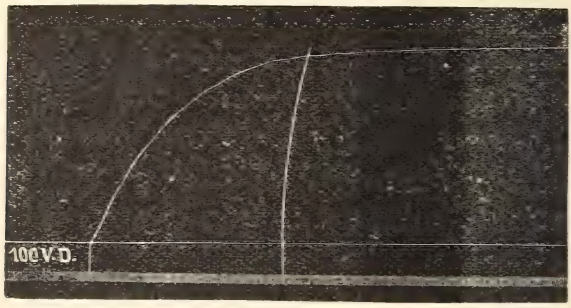


FIG. LXVI (réduite de 1/3). *Ostrea edulis* dont la partie nacrée du muscle adducteur a été sectionnée, électrodes introduites dans la partie vitreuse, courant induit de la bobine de du Bois-Reymond. Durée de la fermeture des valves = 0'',76. Besançon, novembre 1903.

Moules, *Cardium*, *Venus*, *Tapes*, Dosinies, Lutraires, Mactres, *Solen*, Myes, etc.). Les courbes que j'ai obtenues à Besançon avec ces divers Acéphales, mis dans de l'eau de mer artificielle, sont identiques à celles que j'ai pu réaliser à Arcachon avec des individus fraîchement capturés.

J'ai déterminé le mode de contraction de chacune des deux parties isolées des muscles adducteurs chez quelques Acéphales (Anodonte, Huître, *Pecten*). Voici les résultats de quelques-unes de mes expériences chez l'Huître et chez le *Pecten*.

A. — Chez plusieurs Huîtres maintenues ouvertes à l'aide d'un tasseau de bois introduit entre leurs valves alors qu'elles bâillaient, j'ai supprimé une insertion à l'une ou l'autre des deux parties du muscle adducteur, à l'aide d'une fenêtre pratiquée dans la valve plane. Puis, après avoir enlevé le tasseau avec précaution, j'ai fait contracter isolément la partie restante à

l'aide du courant induit de la bobine de du Bois-Reymond, lancé par deux fines électrodes de platine enfoncées préalablement dans sa masse. En comparant ces courbes à celles obtenues avec des Huîtres dont les deux parties du muscle adducteur avaient été laissées intactes (voir fig. LXVI et LXVII et les comparer à la fig. L, p. 422), on peut constater :

1° Que la courbe de contraction du muscle vitreux, formé de fibres à fibrilles héliçoïdales, ressemble beaucoup, dans sa première partie, à celle que donnent les deux parties réunies et intactes du muscle adducteur, tandis que celle du muscle nacré, formé de fibres lisses, est une droite faisant un angle très faible avec l'horizontale et qui va en diminuant progressivement au fur et à mesure que la contraction devient plus complète.

2° Que la durée du mouvement de fermeture des valves, doublée seulement quand la partie nacrée est supprimée, devient au moins 170 fois plus considérable quand c'est la partie vitreuse qui a subi le même traitement. Du reste, l'examen des figures précédentes montre que pendant le temps mis par la partie vitreuse à fermer les valves, la partie nacrée ne leur ferait parcourir qu'à peine le 1/20 du chemin. La diminution de la vitesse de fermeture des valves, surtout vers la fin du mouvement, quand la partie nacrée du muscle adducteur est supprimée, provient de l'augmentation de la résistance à vaincre par la par-

FIG. LXVII (réduite de 1/2). *Ostrea edulis* dont la partie vitreuse du muscle adducteur a été sectionnée ; mêmes modes d'excitation que précédemment. On voit que la fermeture des valves se fait de plus en plus lentement. Besançon, novembre 1903.

tie vitreuse, l'élasticité et la tonicité de l'autre partie du muscle adducteur qui lui venaient en aide ayant disparu. Ces expériences ont été faites dans de bonnes conditions, car les Huîtres ainsi mutilées ont pu vivre encore pendant plusieurs jours dans l'eau de mer artificielle et en maintenant même leurs valves fermées.

B. — Si chez un *Pecten* on sectionne avec précaution la petite partie nacrée du muscle adducteur, on voit aussitôt les valves bâiller largement et l'on peut enfoncer dans la grosse partie vitreuse deux fines électrodes en fil de platine reliées aux bornes d'une bobine de du Bois-Reymond. Un choc d'induction lancé dans ce muscle y produit une secousse rapide, analogue à celles que donnent les muscles striés des Vertébrés, mais qui ne produit pas le rapprochement complet des valves (voir fig. LXVIII).

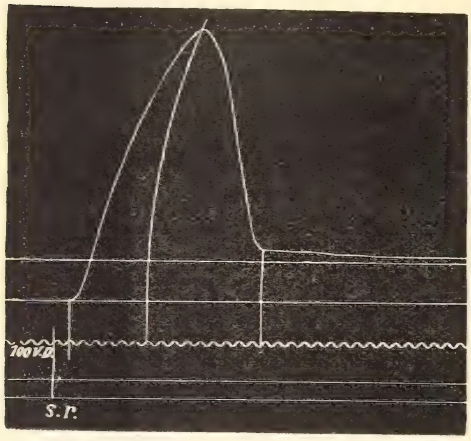


FIG. LXVIII (réduite de 1/3). *Pecten varius* dont la partie nacrée du muscle adducteur a été coupée ; électrodes excitatrices enfoncées dans la partie vitreuse. Secousse de rupture de la bobine de du Bois-Reymond actionnée par un accumulateur 20 A. H., 4 V., 4, Temps perdu = 0,''01. Durée du raccourcissement et du relâchement = 0'',06 et 0'',085. Arcachon, septembre 1905.

Dans les mêmes conditions, un courant induit produit une fermeture très rapide et complète des valves, mais qui cesse peu à peu au bout de 1 seconde ½ quand même l'action du courant induit continue (fig. LXIX).

Pour étudier la contractilité de la petite partie nacrée, il faut, comme chez l'Huître, introduire un tasseau entre les valves lorsque celles-ci bâillent naturellement et sectionner ensuite la grosse partie vitreuse. On fixe la valve inférieure, on place les électrodes et on retire le tasseau au moment de l'excitation.

On constate que cette partie nacrée du muscle adducteur se contracte lentement et ferme les valves d'une façon durable (fig. LXX).

Dans la 2e partie de ce chapitre, on verra que des expériences

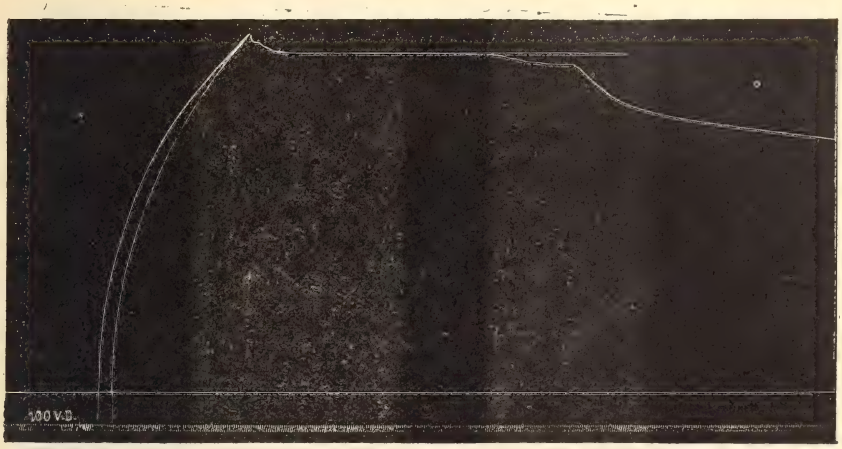


FIG. LXIX (réduite de 1/2). *Pecten varius* pris dans les mêmes conditions que pour la figure précédente. Courant induit. Durée de la fermeture des valves = 0",07. Le muscle commence à se relâcher au bout de 1",5. Arcachon, septembre 1905.

analogues, répétées très facilement sur des Mollusques éviscérés et dont les muscles adducteurs sont complètement relâchés,

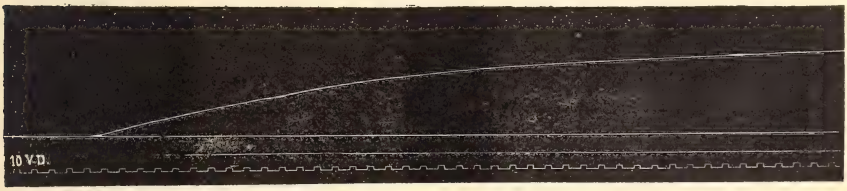


FIG. LXX (réduite de 1/2). *Pecten varius* dont la grosse partie vitreuse du muscle adducteur a été sectionnée. Courant induit de la bobine de du Bois-Raymond lancé dans le muscle nacré. Durée de la fermeture permanente des valves = 4",5. Nota : les valves n'étaient qu'incomplètement bâillantes. Arcachon, septembre 1905.

ont donné des résultats identiques. Ainsi, il est établi que chez les Acéphales ayant des muscles adducteurs hétérogènes, la fermeture rapide des valves est due uniquement à la contraction des parties vitreuses, tandis que les parties nacrées, qui peuvent

cependant produire cette fermeture quoique bien plus lentement, sont chargées de la maintenir, en luttant par leur élasticité et leur tonicité contre la résistance élastique du ligament. La tension produite par l'élasticité et la tonicité des parties nacrées, en diminuant l'effort à accomplir par les parties vitreuses pendant la fermeture des valves, permet à ces parties vitreuses de se contracter un peu plus rapidement que si elles devaient développer cette tension supplémentaire.

Ces conclusions sont corroborées encore par ce fait que chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont constitués d'une façon analogue à la partie vitreuse de celui de l'Huître et sont dépourvus de partie nacrée (Lutraire, Pholade, *Solen*), la fermeture des valves, tout en pouvant être rapide, n'est toujours que d'assez courte durée.

B. — Muscles isolés ayant perdu plus ou moins complètement leur tonicité.

Pour avoir les muscles adducteurs dans ces conditions, on éviscère complètement les Mollusques à l'aide d'une fenêtre pratiquée dans l'une de leurs valves, en prenant bien garde de ne pas dilacérer ces muscles, mais en enlevant bien les ganglions nerveux qui y sont accolés dans certains cas. Au bout d'un temps plus ou moins long, les valves commencent à bâiller et ce bâillement augmente jusqu'à atteindre une valeur maximum qui reste invariable. Ces états correspondent à une perte de plus en plus grande de la tonicité, perte qui devient complète quand le bâillement maximum est réalisé. On peut déterminer exactement ce dernier état par le procédé suivant : On enregistre le relâchement progressif des muscles adducteurs du Mollusque éviscéré comme il a été dit au chapitre IV « Force de contraction, élasticité, tonicité). Tant que la courbe descend, c'est que les muscles sont en train de se relâcher, quand celle-ci est devenue horizontale, c'est que le relâchement est complet.

On est sûr, avec cette méthode, de prendre les muscles adducteurs à un état de relâchement bien déterminé. Les Mollusques éviscérés et dont les muscles adducteurs sont à un degré convenable de relâchement sont traités comme les Mollusques

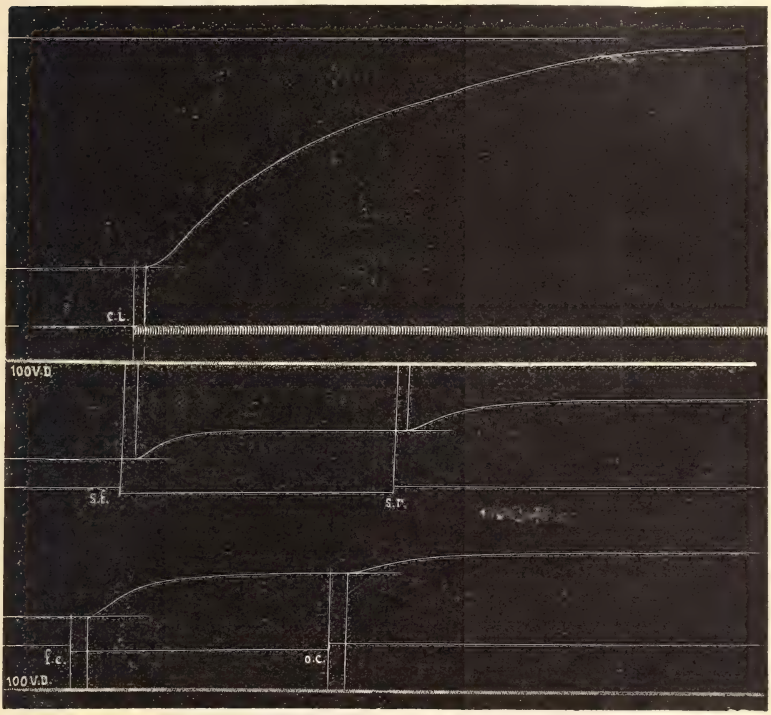


FIG. LXXI (réduite de 1/2). *Ostrea edulis* éviscérée, partie nacrée du muscle adducteur sectionnée, partie vitreuse complètement relâchée. Action successive, à environ 10 minutes d'intervalle, sur cette partie vitreuse : 1° de la fermeture et de l'ouverture d'un courant constant (t. p. = 0'',10) ; 2° d'une secousse d'induction de fermeture et de rupture (t. p. = 0'',07) ; 3° d'un courant induit (t. p. = 0'',06). On voit que cette dernière excitation provoque un mouvement des valves bien plus accentué que les autres et comparable à cel i obtenu avec l'Huître entière dont on a sectionné la partie nacrée (comparer avec la fig. LXVI p. 430). Besançon, mars 1905.

vivants. Mais alors, on peut opérer sur leurs muscles aussi facilement que sur un muscle gastrocnémien de Grenouille.

J'ai fait de nombreuses expériences sur les Acéphales dont j'avais déjà étudié la contractilité dans les conditions physiologiques et avec les mêmes instruments (voir p. 421). J'ai repro-

FIG. LXXII et LXXIII (réduites de 1/2). *Ostrea edulis* viscérée, partie vitreuse du muscle adducteur sectionnée. partie nacrée relâchée presque complètement. Action successive, à une demi-heure d'intervalle, sur cette partie nacrée : 1° de la fermeture d'un courant constant (t. p. = 0'',72) ; 2° d'un courant induit (t. p. = 0'',20). La contraction est lente et d'abord régulière, puis sa vitesse diminue ensuite de plus en plus. Le mouvement des valves est bien plus étendu avec le courant constant. Comparer avec la figure LXVII, p. 431. Besançon, mars 1907.

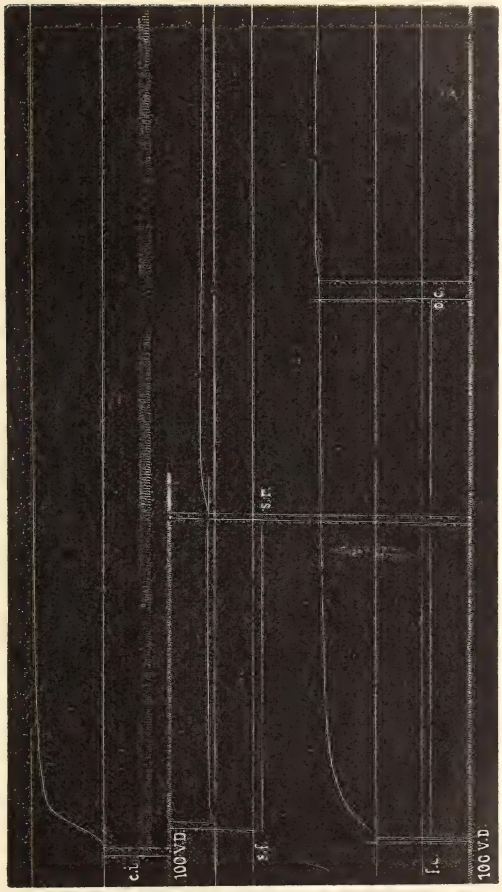


FIG. LXXIV (réduite de 1/2). *Cardium edule* éviscéré, parties nacrées des muscles adducteurs sectionnées, parties vitreuses relâchées incomplètement. Action successive, à environ 10 minutes d'intervalle sur les parties vitreuses des muscles adducteurs : 1° de la fermeture et de l'ouverture d'un courant constant (t. p. 0",025 et 0",10) ; 2° d'une secousse d'induction de fermeture et de rupture (t. p. = 0",033 et 0",03) ; 3° d'un courant induit (t. p. = 0",04). Comparer avec la fig. LVII, p. 425. Besançon, mars 1907

FIG. LXXV (réduite de 1/2). *Mytilus edulis* éviscérée, muscles adducteurs relâchés incomplètement. Action successive des mêmes excitants et dans le même ordre que pour *Cardium edule*. Temps perdu : f. c. = 0'',65 ; c. i. = 0'',67. L'ouverture du courant constant ainsi que les secousses d'induction isolées ne produisent pas de contraction du muscle adducteur. Comparer avec la fig. LXII, p. 427. Besançon, mars 1907.

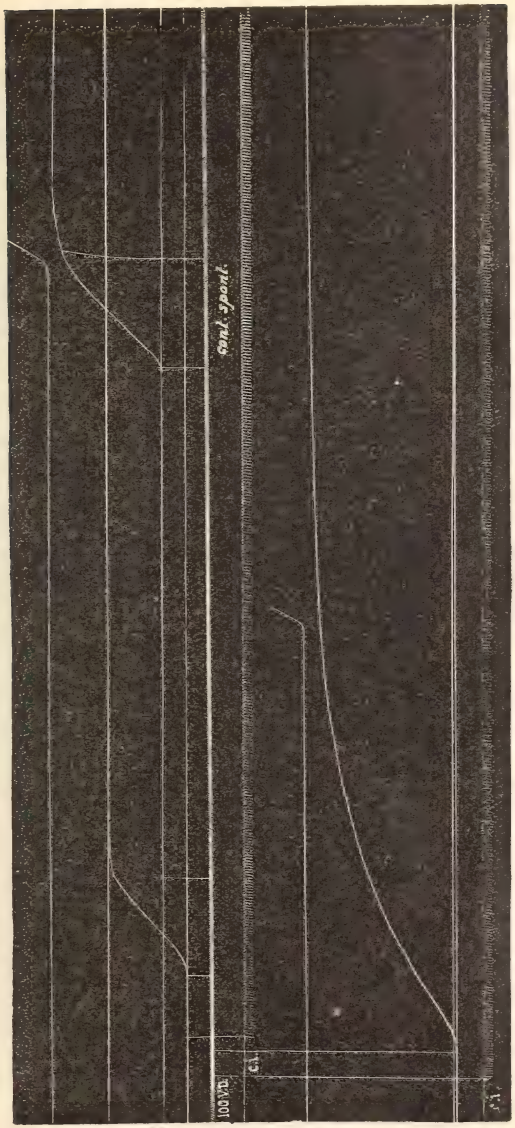


FIG. LXXVI (réduite de 1/2). *Tapes decussatus* entier et éviscéré. De haut en bas de la figure : 1° fermeture spontanée des valves ; 2° fermeture sous l'influence du courant induit lancé sur les bords du manteau (t. p. = 0'',355). On peut remarquer que ces fermetures se sont effectuées de la même manière. 3° un tasseau est introduit entre les valves alors que celles-ci bâillaient, le Mollusque est éviscéré dans cette position, puis, ses muscles adducteurs sont excités par un courant induit. La fermeture des valves est notablement plus lente que lorsque le Mollusque est entier. Temps perdu = 0'',135. Besançon, avril 1907.

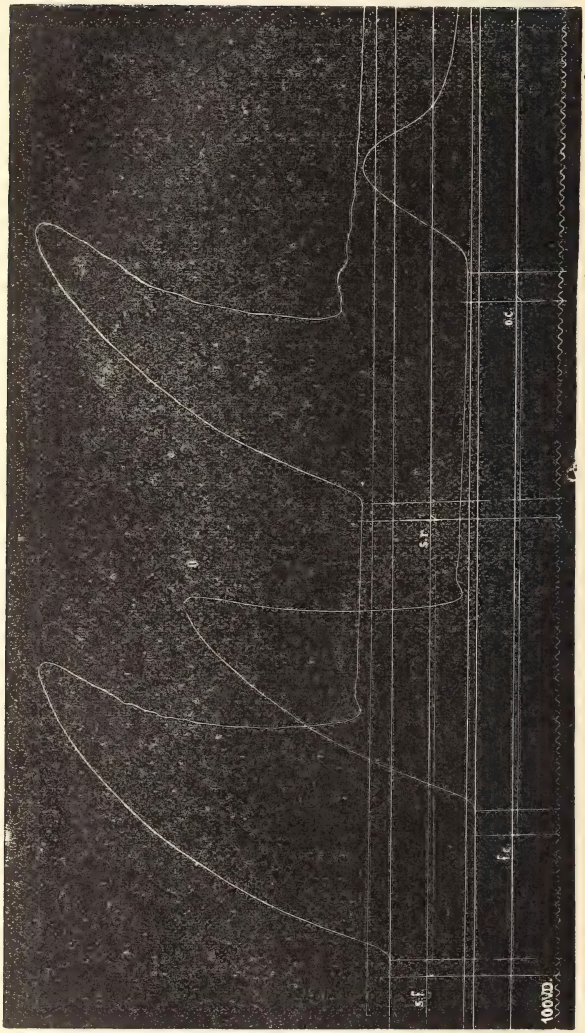


FIG. LXXVII (réduite de 1/2). *Pecten varius eviscéré*, partie nacrée du muscle adducteur sectionnée. Action successive et à 10 minutes d'intervalle : 1° de la fermeture et de l'ouverture d'un courant constant (t. p. = 0'',025 et 0'',03) ; 2° d'une secousse d'induction de fermeture et de rupture (t. p. = 0'',018 et 0'',02). On voit que ces différents excitants provoquent des secousses analogues, celle de l'ouverture du courant constant est beaucoup moins ample que les autres. Comparer cette figure avec la fig. LXVIII, p. 432. Arcachon, septembre 1907.

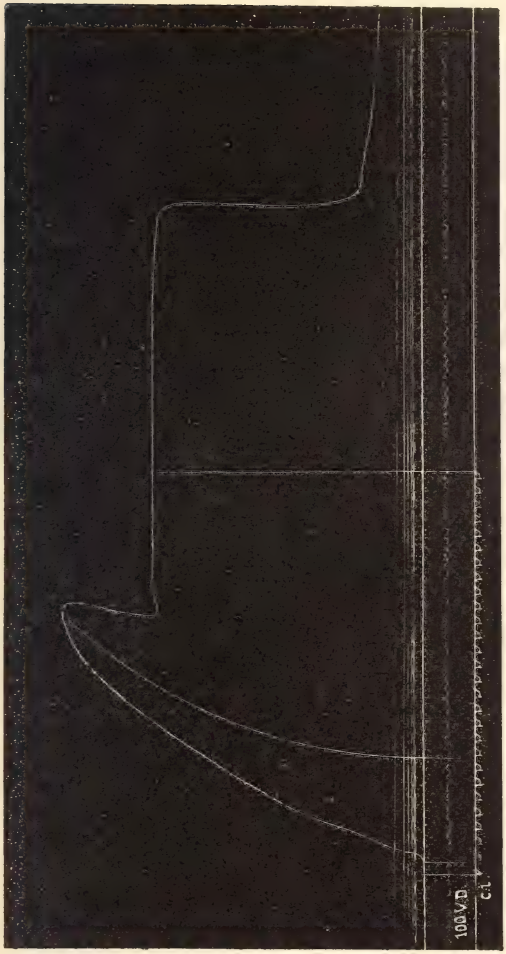


FIG. LXXVIII (réduite de 1/2). Le même *Pecten* dont la partie vitreuse du muscle adducteur est excitée par un courant induit (t. p. = 0",012). Le levier du myographe, projeté violemment, est entraîné par son inertie au-delà de sa position d'équilibre, à laquelle il revient rapidement. Sa contraction soutenue dure encore pendant 0",27 après que le courant induit a cessé. Comparer avec la fig. LXIX, p. 433. Arcachon, septembre 1907.

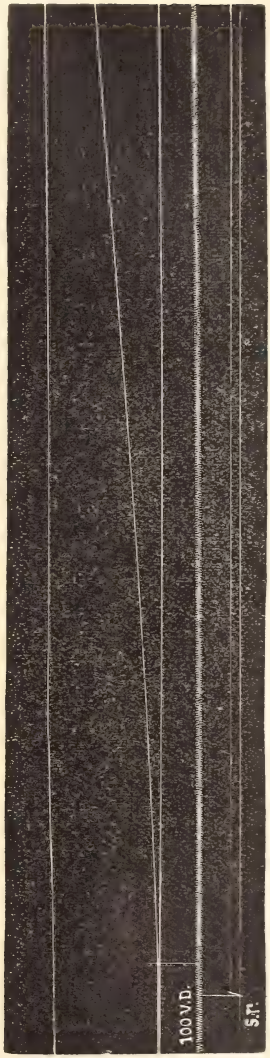


FIG. LXXIX (réduite de 1/3). *Pecten varius* éviscéré alors que les valves bâillaient et étaient maintenues écartées, partie vitreuse du muscle adducteur sectionnée. Action d'une secousse d'induction de rupture. Elle détermine un mouvement lent des valves qui n'amène pas leur fermeture complète (t. p. = 0",13). Arcachon, septembre 1907.

duit quelques-uns des graphiques les plus caractéristiques, accompagnés d'une légende assez détaillée qui me dispense d'explications complémentaires.

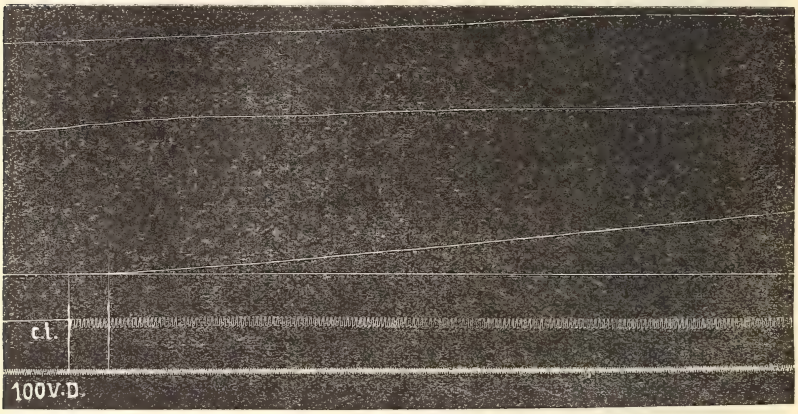


Fig. LXXX (réduite de 1/3). Le même Mollusque dont la partie nacrée du muscle adducteur est excitée par un courant induit. La fermeture presque complète des valves se continue alors que l'excitation a cessé ; celle-ci a été continuée pendant un peu moins d'un tour de cylindre (t. p. = 0'',16). Arcachon, septembre 1907.

C. — Mécanisme de la contraction des fibres à fibrilles héliçoïdales des parties vitreuses des muscles adducteurs. Rapports entre la structure de ces fibres et la rapidité de leur contraction.

Pour connaître le mécanisme suivant lequel s'effectue la contraction des fibres musculaires à fibrilles héliçoïdales de la partie vitreuse des muscles adducteurs des Acéphales, j'ai fixé ces muscles pris en état de relâchement et de contraction à l'aide de l'acide azotique à 20 p. 100, puis, après une immersion de deux ou trois jours dans ce liquide, j'en ai dissocié les fibres avec de fines aiguilles (1). L'examen microscopique des fibres ainsi fixées et dissociées m'a montré les modifications de structure qui se sont produites lors de la contraction.

(1) Pour avoir les muscles adducteurs en relâchement complet chez un Acéphale, on laisse celui-ci mourir dans l'eau de mer naturelle ou artificielle et on le plonge dans un assez grand volume d'acide azotique à 20 p. 100. L'élasticité du ligament maintient ces muscles pris à l'état de relâchement complet dans une tension parfaite. Au bout de trois ou quatre heures, les muscles adduc-

J'ai constaté, ainsi que l'avaient déjà reconnu SCHWALBE, ENGELMANN et ROULE, que l'angle de croisement des fibrilles formant les deux systèmes d'hélices (fibres à plusieurs assises de fibrilles) ou bien celui formé par les projections des fibrilles de la face supérieure et de la face inférieure des fibres (fibres à une assise périphérique de fibrilles), subit de grandes variations suivant que ces fibres ont été fixées en relâchement ou en contraction plus ou moins complète. De nombreuses mensurations faites sur des dessins exécutés à la chambre claire m'ont donné les valeurs moyennes suivantes (tableau XII) chez l'Huître et le *Cardium Norvegicum*.

TABLEAU XII

Mollusque	Muscle fixé en relâchement, distendu par l'élasticité du ligament.	Muscle fixé dans la position, correspondant à la fermeture des valves.	Muscle fixé en rétraction complète, après détachement de ses insertions.
Ostrea edulis..... (muscle vitreux).	20°	40°	65°
Cardium Norvegicum.... (muscle vitreux).	20°	32°	50°

Je me propose de déterminer quel est le degré de raccourcissement d'une fibre lorsque l'angle de croisement de ses fibrilles enroulées en hélice passe d'une valeur déterminée à une autre.

ENGELMANN (**1881**) avait prétendu qu'il y a une impossibilité mécanique à ce que le passage de l'état de relâchement à l'état de contraction ait lieu par le raccourcissement des fibrilles dans le sens de leur longueur. Il admettait que les fibrilles à trajets héliçoïdaux sont constitués par des séries de petites molécules contractiles contiguës (*inotagmes*), dont les axes sont parallèles

teurs, fixés dans leur forme, se détachent de leurs insertions et il ne reste plus qu'à les placer dans une nouvelle quantité d'acide azotique où leur dissociation s'accomplira. Si l'on est pressé, on peut laisser le Mollusque s'ouvrir dans l'eau de mer ou à une douce chaleur et lui introduire un tasseau de liège entre les deux valves pour les empêcher de se refermer.

Je dois dire que le premier procédé est bien préférable et qu'il donne des fibres où la striation est très régulière, ce qui n'a pas toujours lieu avec le second procédé, peut-être en raison de la production de contractures locales au moment de la mort violente des fibres sous l'influence du fixateur.

Pour obtenir les muscles en contraction, on lie solidement la coquille pour qu'elle ne s'ouvre pas, on fait quelques trous aux valves et on la plonge dans l'acide azotique à 20 p. 100. Au bout de quelques heures, on incise le ligament, le muscle adducteur se détache et on le plonge dans une nouvelle quantité de liquide où s'achèvera sa dissociation.

Enfin, pour avoir ces muscles en *contraction maximum*, ou plutôt en *rétraction complète*, on les détache de leurs insertions sur le Mollusque vivant et on les plonge dans l'acide azotique à 20 p. 100.

à celui de la fibre et qui sont disposées les unes par rapport aux autres comme les marches d'un escalier. Je suis d'un avis absolument opposé et je vais montrer :

1° Que la contraction des fibrilles dans le sens de leur longueur entraîne forcément le raccourcissement des fibres.

2° Que grâce à leur disposition héliçoïdale, les fibrilles en se contractant, amènent un raccourcissement plus considérable de la fibre que si les fibrilles étaient disposées parallèlement à son axe, surtout quand l'angle de croisement atteint des valeurs voisines de 100 degrés ; c'est-à-dire que cette disposition des fibrilles est favorable soit à la rapidité, soit au degré de la contraction des fibres.

Nous pouvons assimiler une fibre à un cylindre à la surface duquel seraient placées, à intervalles réguliers, une série d'hélices de même pas. La projection, sur un plan parallèle à l'axe du cylindre, des parties vues et cachées de ces hélices, figure le réseau qu'on observe dans les préparations microscopiques de ces fibres dissociées par l'acide azotique à 20 p. 100 (fig. LXXXI à LXXXV). On voit que les mailles losangiques sont limitées par les parties vues (face supérieure) et cachées (face inférieure) des hélices qui sont parallèles deux à deux. Je désignerai par α l'angle de croisement des parties médianes vues et cachées des projections des hélices et dont l'ouverture est parallèle à l'axe du cylindre (1). Dans le cas de deux ou plusieurs systèmes de fibrilles enroulées en hélices et en sens inverses, les parties vues de l'un des systèmes se projettent suivant les parties cachées de l'autre et vice-versa, de sorte que les conclusions relatives à un seul système de fibrilles héliçoïdales seront ici encore applicables.

Soit d'abord un cylindre de faible diamètre dont la hauteur est égale au pas d'un système de spires d'hélices équidistantes, parallèles entre elles et formant un angle α égal à 20 degrés.

(1) Sur le bord du cylindre, surtout lorsque le pas des hélices est faible, les mailles sont moins régulières que celles que présentent les fibres vues au microscope. Cela tient à ce que dans les préparations, les fibres étant un peu aplaties par le poids de la lamelle, les projections des demi-spires d'hélice deviennent rectilignes dans presque toute leur étendue. D'autre part, l'examen de coupes transversales montre que les fibres ont souvent une section elliptique ou même parfois rubanée.

Un tel cylindre (fig. LXXXI) nous représente un fragment de fibre en relâchement complet. La surface latérale de ce cylindre, fendue suivant la génératrice A_1 N_1 et étalée en A_1 N_1 A'_1 N'_1 nous donne la vraie grandeur A_1 N'_1 de la spire d'hélice A_1 M_1 N_1. On a A_1 B_1 = 10 mm, A_1 N_1 = 158 mm. et A_1 N_1 = 160 mm. 7.

Supposons maintenant que ce segment de fibre se contracte, sa hauteur va diminuer tandis que son diamètre augmentera, mais ces dimensions devront se modifier simultanément de telle sorte que le volume de ce segment reste constant. Si nous considérons une série d'autres cylindres dont les hauteurs aillent en diminuant progressivement mais dont les diamètres augmentent de telle sorte que le volume de ces cylindres reste constant, nous aurons les formes successives que prendra le segment de fibre pendant sa contraction. Si l'on désigne par h_1, h_2, h_3,... hn et d_1, d_2, d_3... dn les hauteurs et les diamètres respectifs de cette série de cylindres, le diamètre de l'un quelconque d'entre eux sera donné par la relation

$$\pi d_1^2 h_1 = \pi d_n^2 h_n$$

$$\text{d'où l'on tire } d_n = d_1 \sqrt{\frac{h_1}{h_n}}$$

En construisant un certain nombre de ces cylindres et y plaçant le même nombre de spires d'hélice que sur le premier, on peut facilement constater, après avoir développé leurs surfaces latérales, que les longueurs d'une spire des hélices dont les pas sont égaux à leurs hauteurs vont en diminuant constamment, jusqu'à une certaine limite, pour croître de nouveau. La longueur minima de la spire d'hélice est atteinte lorsque l'angle qu'elle forme avec la circonférence de base développée est compris entre 30 et 40 degrés. On peut également constater que l'angle de croisement des fibrilles croît constamment mais sans jamais atteindre 180°. Quelques-uns de ces cylindres ont été représentés exactement à la même échelle (fig. LXXXI à LXXXV) et l'on voit que A_1 $N'_1 > A_2$ $N'_2 > A_3$ $N'_3 > A_4$ $N'_4 < A_5$ N'_5.

Ainsi donc, quand un cylindre de très faible diamètre par

rapport à sa hauteur se raccourcit tout en conservant le même volume, la longueur de la spire d'hélice placée sur sa surface latérale et dont le pas est égal à la hauteur de ce cylindre, va en

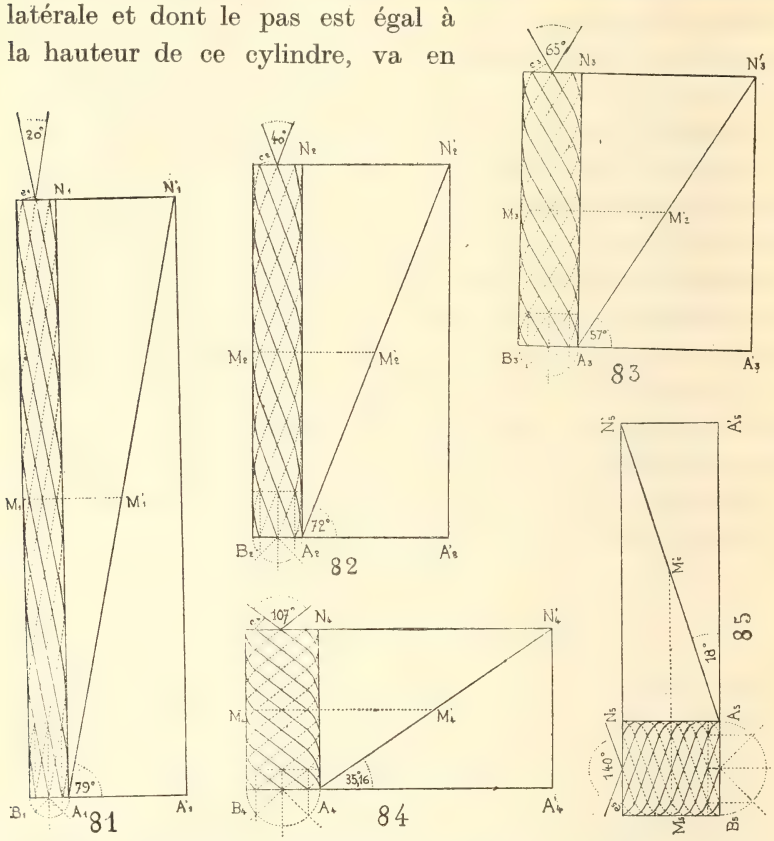


FIG. LXXXI à LXXXV (réduites de moitié). Formes successives d'un segment de fibre musculaire supposée cylindrique et munie de fibrilles enroulées en hélices de même pas. Suivant lavaleur plus ou moins grande de son raccourcissement. On voit que la longueur des fibrilles diminue tandis que leur angle de croisement augmente.

diminuant jusqu'à une certaine limite pour croître de nouveau. Il en résulte que si à la surface d'une fibre cylindrique allongée, il existe un système de fibrilles héliçoïdales contractiles suivant leur longueur, leur contraction amènera un raccourcissement de la fibre jusqu'à une certaine limite minimum.

Nous pouvons déterminer par le calcul la longueur minimum que peut atteindre une fibrille en forme de spire d'hélice. Dési-

gnons par v le volume du cylindre, h sa hauteur, d son diamètre, l la longueur de la spire d'hélice développée et β son angle avec la circonférence de base déroulée. Nous pouvons écrire les trois équations suivantes (fig. LXXXIV).

$$A_4N'_4 = l = \frac{h}{\sin \beta}$$

$$A_4A'_4 = \pi d = l \operatorname{Cos} \beta$$

$$v = \pi \frac{d^2}{4} h$$

desquelles on peut tirer facilement

$$l^3 = 4\pi v \frac{1}{\operatorname{Cos}^2 \beta \sin \beta}$$

πv étant constant, le minimum de l aura lieu en même temps que le maximum du produit $\operatorname{Cos}^2 \beta \sin\beta$ ou

$$(1-\sin^2\beta) \sin\beta = (1 + \sin \beta) (1 - \sin \beta) \sin \beta$$

c'est-à-dire d'après un théorème connu, chacun de ces facteurs restant toujours positif, lorsque

$$\frac{1}{1 + \sin \beta} - \frac{1}{1 - \sin \beta} + \frac{1}{\sin \beta} = 0$$

c'est-à-dire lorsque $\sin \beta = \sqrt{\frac{1}{3}}$

$$\text{ou } \beta = 35^\circ\ 15',88 \text{ (1)}$$

Le cylindre correspondant étant construit ainsi que les projections des spires d'hélice, on constate que l'angle correspondant du croisement de leurs parties médianes est $\alpha = 107^\circ$ et que la spire d'hélice développée $A_4N'_4 = 74$ mm. 5. (fig. LXXXIV).

Il résulte de cela que dans les fibres à fibrilles héliçoïdales, l'angle de croisement des fibrilles doit au plus atteindre 107° sans jamais dépaser cette valeur, ce que j'ai toujours constaté dans mes préparations (2).

(1) Pour ceux qui ne connaissent pas ce théorème des maxima, la théorie des dérivées permet d'arriver au même résultat. En effet, le maximum de la fonction $y = \operatorname{Cos}^2 \beta \sin \beta$ a lieu lorsque sa dérivée s'annule, c'est-à-dire lorsque $\operatorname{Cos} \beta (\operatorname{Cos}^2 \beta - 2 \sin^2 \beta) = 0$ ou, la valeur $\operatorname{Cos} \beta = 0$ ne convenant pas, lorsque $\operatorname{Cos}^2 \beta - 2 \sin^2 \beta = 0$ d'où $\operatorname{Cos}^2 \beta = 2/3$ c'est-à-dire $\sin^2 \beta$ 1/3 et $\sin \beta = \sqrt{1/3}$.

(2) BALLOWITZ, dans ses recherches sur les fibres musculaires des *Céphalopodes* donne des figures où les angles de croisement sont compris en 18° et 90°, ce qui correspond à un raccourcissement de plus des 2/3 de leur longueur primitive (*Voy. plus loin*).

Le tableau XIII de la page 448 donne, pour différentes hau-

TABLEAU XIII

Hauteurs du cylindre ou pas des hélices	Diamètres du cylindre	Longueurs de la spire d'hélice	Angles de croisement des fibrilles
238	8,1	239	12
228	8,3	229	12,8
218	8,5	219,5	13,6
208	8,7	209,5	14,2
198	8,9	199,5	15,2
188	9,1	190	16
178	9,4	180,5	16,8
168	9,7	170,5	18
158	10	160,7	20
148	10,3	151	22
138	10,7	141,5	24,5
128	11,1	132,5	28
118	11,6	123	31,5
108	12,1	114	35
98	12,7	105,7	40
88	13,4	97,5	47
78	14,2	89,5	54,5
68	15,2	83,2	65
58	16,5	77,2	77
48	18,4	75	94
— 42	19,4	minimum 74,5	107 —
38	20,4	75	115

teurs du cylindre, les diamètres, les longueurs d'une spire d'hélice et enfin les angles de croisement des parties médianes des spires correspondantes.

A l'aide de ce tableau, on peut construire les courbes représentatives des variations de ces différents éléments, courbes qui permettront de déterminer rapidement les valeurs de ces éléments quand l'un quelconque d'entre eux sera donné.

Soient (fig. LXXXVI) deux axes de coordonnées rectangulaires Ox et Oy. Marquons sur Ox une série de points équidistants d'une longueur arbitraire par lesquels nous mènerons des parallèles

Chez *Ensis siliqua*, dans les muscles adducteurs fixés en rétraction complète, j'ai observé parfois, mais très rarement, quelques segments de fibres où l'angle de croisement des fibrilles atteignait 107°. Chez l'Anodonte, j'ai constaté que l'angle de croisement des fibrilles, mesuré sur des fibres provenant de muscles fixés en rétraction complète, est compris entre 50 et 90 degrés.

Aux extrémités des fibres rompues artificiellement, il arrive parfois que l'un des systèmes de fibrilles (le superficiel), est presque transversal, mais alors on peut constater que l'autre système (le profond) est très oblique, et telle sorte que leur angle est voisin de 100 degrés.

à Oy. Portons sur chacune d'elles, à partir de Ox, des longueurs égales aux hauteurs successives du segment de cylindre et aux

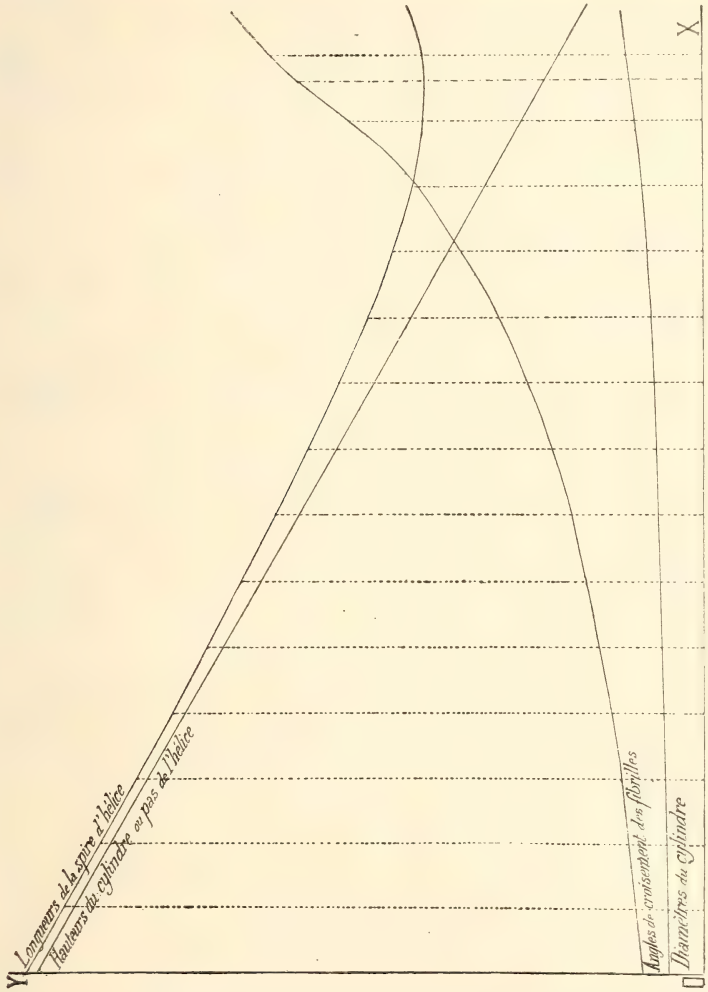


FIG. LXXXVI (réduite de moitié). Courbes des variations des différents éléments d'un segment de fibre cylindrique munie de fibrilles enroulées en hélices de même pas. Ces courbes sont la traduction graphique du tableau de la p. .

longueurs des spires d'hélice correspondantes. Il suffit maintenant de réunir les deux séries de points ainsi obtenus par deux courbes continues. Celle qui représente les variations régulières

de la hauteur du segment de cylindre est une droite, tandis que celle qui représente les variations de la longueur de la spire d'hélice correspondante ressemble à une portion d'hyperbole qui aurait pour asymptote la droite précédente. Nous pouvons de même représenter la courbe des variations du diamètre du cylindre et celle des variations de l'angle de croisement des fibrilles, en convenant de représenter les degrés par des millimètres. Ces quatre courbes ainsi construites traduisent admirablement à l'esprit les données du tableau précédent (XIII).

L'examen des deux premières courbes montre qu'un raccourcissement déterminé des fibrilles héliçoïdales entraîne un raccourcissement plus considérable de la fibre et que celui-ci arrive à son maximum lorsque l'angle de croisement des fibrilles atteint 107 degrés. Nous allons calculer par exemple les degrés de ces raccourcissements dans quelques cas particuliers.

1° Lorsque le muscle adducteur de l'Huître, pris à l'état de distension complète, se contracte pour déterminer la fermeture des valves, l'angle de croisement des fibrilles α varie de 20 à 40 degrés. Dans ces conditions, la hauteur d'un segment de fibre correspondant à une spire d'hélice des fibrilles passe de 158 mm. à 98 mm., diminuant ainsi de 60 mm., tandis que la longueur de cette spire d'hélice passe de 160 mm. 7 à 105 mm, 7, diminuant de 55 mm. Les coefficients de raccourcissement du segment de fibre et de la spire d'hélice correspondante sont respectivement

$$\frac{60 \times 100}{158} = 37{,}97 \text{ et } \frac{55 \times 100}{160{,}7} = 34{,}22$$

Etant donné que le raccourcissement d'une fibre à fibrilles parallèles est égal à celui des fibrilles, on voit que la disposition héliçoïdale des fibrilles entraîne une économie de 37,97 — 34,22 = 3,75 p. 100, soit dans le degré, soit dans la rapidité de la contraction.

2° Si le muscle adducteur passait de l'état de distension à l'état de contraction complète (état qu'il ne peut prendre qu'après la section de son insertion à l'une des valves), l'angle de croise-

ment des fibrilles varierait de 20 degrés à 65 degrés. Dans ces conditions, les coefficients de raccourcissement d'un segment de fibre et de la spire d'hélice correspondante seraient respectivement

$$\frac{(158 - 68) \times 100}{158} = 56,95 \text{ et } \frac{(160,7 - 83,2) \times 100}{160,7} = 48,23$$

c'est-à-dire avec une économie de 56,95 — 48,23 = 8,72 p. 100.

Si une telle condition ne peut être réalisée pour les muscles adducteurs des Acéphales, elle l'est pour les muscles du pied ou des siphons de ces mêmes Mollusques, ceux des Annélides, ceux du pied des Ptéropodes et du manteau des Céphalopodes.

3° Dans le manteau des Céphalopodes par exemple, l'angle de croisement des fibrilles varie de 18 à 90 degrés d'après Ballowitz (**1892**, Pl. XIII, fig. 3 et 4). Il s'en suit que les coefficients de raccourcissement des fibres et de leurs fibrilles sont respectivement 72,8 et 56,3 ce qui fait une économie de 16,5 p. 100 soit dans la rapidité, soit dans le degré de la contraction.

Ainsi donc, il est établi que les fibres à fibrilles héliçoïdales sont plus aptes que les fibres à fibrilles parallèles à produire, soit des mouvements rapides, soit des mouvements étendus.

Les quelques études d'histologie comparée qui ont été faites jusqu'à ce jour chez les Invertébrés vérifient d'ailleurs cette conclusion toute théorique (1). En effet, il est établi que tous les muscles à contraction rapide ou étendue chez les Vers et les Mollusques, sont formés soit de fibres striées, soit de fibres à fibrilles héliçoïdales.

Fibres striées : muscle adducteur des *Pecten* (Lebert, Blanchard, Tourneux et Barrois) ; muscle adducteur des Limes (Wagener, Fol) ; cœur des Céphalopodes (H. Müller, Keferstein, Marceau).

Fibres à fibrilles héliçoïdales : Portion vitreuse des muscles

(1) Fol (C. R. *Acad. Sc.* p. 306, **1888**) s'exprimait ainsi : « A en juger par la distribution du tissu à fibrilles spiralées, nous serions tentés de croire que cette disposition est favorable à la contraction du muscle lisse. »

adducteurs de presque tous les Acéphales (Schwalbe, Fol, Anthony, Marceau) ; muscles du manteau des Céphalopodes (Fol, Ballowitz) ; muscles tégumentaires des Arénicoles et des Hirudinées (Schwalbe, Fol), des Polychètes (Rohde) ; muscles du pharynx des Gastéropodes, Hétéropodes, Ptéropodes (Schwalbe, Fol) ; muscles du pied des Hétéropodes et des Ptéropodes (Fol) ; cœur de la plupart des Acéphales (Marceau), etc., etc.

On doit donc considérer les fibres à fibrilles lisses héliçoïdales et les fibres striées comme deux catégories d'éléments anatomiques complètement différents comme structure, mais qui peuvent réaliser l'un et l'autre des contractions rapides.

Les muscles correspondants, chargés au contraire de produire des mouvements plus lents ou moins étendus sont formés de fibres lisses ordinaires à fibrilles parallèles à leur axe longitudinal : muscles adducteurs et rétracteurs du pied de *Mytilus edulis* (Schwalbe, Marceau), muscles adducteurs et muscles du siphon de *Mya truncata* (Marceau) ; muscle du pied de l'Escargot (Fol, Marceau) ; muscle rétracteur des Ascidies (Marceau), etc...

Trois autres preuves de la justesse de cette théorie de la contraction peuvent encore être données :

1° En examinant avec soin et à un fort grossissement des fibres dissociées et colorées ou non au violet de Gentiane, on constate que les fibrilles paraissent plus épaisses dans les fibres fixées en contraction que dans les fibres fixées en relâchement. Cette particularité, déjà observée par Engelmann, s'explique facilement si l'on admet que les fibrilles se raccourcissent suivant leur longueur et ne peut guère se comprendre si l'on admet, avec cet auteur, qu'elles sont formées de particules contractiles parallèlement à l'axe de la fibre.

2° On constate sur des dessins de fibres exécutés à la chambre claire, que la distance entre deux fibrilles consécutives augmente quand les fibres se contractent. Les figures LXXXI à LXXXV montrent en effet que cette distance doit augmenter au fur et

à mesure que la fibre se raccourcit, pour diminuer de nouveau à partir d'un certain degré de contraction ($e_1 < e_2 < e_3 > e_4 > e_5$).

3° J'ai constaté enfin que le coefficient de raccourcissement des muscles formés de fibres à fibrilles héliçoïdales déterminé par des mensurations directes, est le même (à 2 ou 3 p. 100 près), que celui que l'on peut calculer à l'aide du tableau ou du graphique précédents, en partant des valeurs moyennes de l'angle de croisement des fibrilles des fibres de ces muscles fixés en état de relâchement et de contraction plus ou moins complète.

Chez l'Huître de Marennes de taille moyenne, j'ai trouvé comme longueurs moyennes de la partie centrale du muscle adducteur vitreux en *relâchement complet, en contraction* déterminant la fermeture des valves et en *rétraction libre complète* respectivement 18 mm, 11 mm. et 7 mm. 5, ce qui donne pour les deux coefficients de raccourcissement.

$$\frac{(18 - 11) \times 100}{18} = 38{,}88 \text{ et } \frac{(18 - 7{,}5) \times 100}{18} = 58{,}3$$

Or, par la mesure des angles de croisement des fibrilles, nous avions obtenu (p. 450 et 451), 37,97 et 56,95, nombres très rapprochés des précédents.

Chez *Cardium Norvegicum*, pour le muscle adducteur antérieur, j'ai trouvé les résultats suivants :

	Relâchement	Contraction de fermeture des valves	Rétraction complète
Longueurs de la partie moyenne du muscle adducteur antérieur....	14 mm. 5	11 mm.	7 mm.
Angles de croisement des fibrilles	20°	32°	50°

qui donnent respectivement comme valeurs des coefficients de raccourcissement.

$$\frac{(14{,}5 - 11) \times 100}{14{,}5} = 24{,}1 \text{ et } \frac{(14{,}5 - 7) \times 100}{14{,}5} = 51{,}7$$

$$\frac{(158 - 118) \times 100}{158} = 25{,}3 \text{ et } \frac{(158 - 84) \times 100}{158} = 46{,}9$$

Engelmann (**1906** *b*, p. 699, note 1) fait à ma théorie l'objection suivante que je traduis textuellement : « L'avis de ce dernier (Marceau) que les fibrilles se contractent dans la direction de leur propre axe longitudinal est en contradiction avec les faits établis par Fol et Ballowitz, à savoir qu'il n'existe dans chaque fibre qu'un système de fibrilles entourant l'axe (1). Les fibres musculaires devraient donc, à chaque changement de leur état de contraction, se tordre autour de leur axe longitudinal ! » Au premier abord, cette objection, à laquelle je n'avais pas songé, semble très légitime. En effet, soit une fibrille héliçoïdale à la surface d'un cylindre vertical déformable et contractile suivant sa longueur (fig. LXXXVII *a*). Quand cette fibrille se contracte, en chacun de ses points existe une certaine force F tangente à l'hélice. On peut décomposer cette force en deux autres, l'une verticale f, dirigée suivant une génératrice qui tend à raccourcir le cylindre et l'autre horizontale f', tangente au cylindre qui tend à tordre sa surface autour de son axe vertical. Si le pas de l'hélice formé par la fibrille est grand, la force f' sera peu importante, tandis que s'il devient petit (position de contraction), la force f' deviendra aussi importante et même plus que la force f, de telle sorte que lors d'une contraction énergique, les fibres tendront à se tordre autour de leur axe longitudinal si rien ne s'y oppose. Mais, en peut-il être ainsi en réalité ? Je ne le crois pas pour les raisons suivantes :

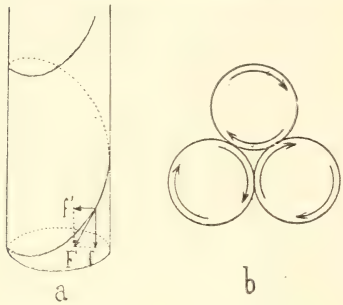


Fig. LXXXVII.

(1) Je rappelle que si ce fait est exact pour la partie vitreuse des muscles adducteurs de quelques Acéphales (*Cardium*, *Solen*) et celle du manteau des Céphalopodes, mes recherches ont montré qu'il y a au moins deux assises de fibrilles pour les fibres de la partie vitreuse des muscles adducteurs des autres Acéphales. Il en résulte que cette objection d'Engelmann ne peut être faite à ma théorie que pour deux genres d'Acéphales, objection qu'il est d'ailleurs facile de réduire à néant pour ces cas particuliers.

Les fibres sont insérées solidement sur l'une des valves par une de leurs extrémités, tandis que l'autre se termine dans l'épaisseur du muscle par une extrémité effilée. Ces fibres sont toujours tendues par suite de l'élasticité du ligament et cela doit s'opposer dans une certaine mesure à leur torsion.

D'autre part, les fibres ne sont pas indépendantes, elles sont au contraire très serrées les unes contre les autres et adhérentes entre elles. Or, considérons par exemple (fig. LXXXVII *b*) la coupe transversale de trois fibres en contact. Nous avons vu que les fibrilles y sont disposées à leur surface en hélices enroulées dans le même sens, de sorte que lors d'une contraction, elles tendront à s'enrouler également toutes dans le même sens, ce qui fera que dans les régions en contact de ces fibres, les forces de torsion étant égales et de sens contraire, s'annuleront réciproquement.

Voilà, je crois, la raison principale pour laquelle les fibres à une seule assise de fibrilles héliçoïdales, en se raccourcissant par la contraction de leurs fibrilles dans le sens de leur propre longueur, ne peuvent se tordre sur elles-mêmes. Mais, si l'on vient à sectionner l'une des extrémités d'un muscle adducteur, les fibres non tendues et un peu dissociées près de la section, vont pouvoir obéir complètement à la tension qui existe dans les fibrilles et se tordre autour de leur axe longitudinal, prenant ainsi la forme de tire-bouchons plus ou moins allongés. J'ai constaté souvent ce fait dans des muscles adducteurs détachés vivants et dissociés ensuite dans l'acide azotique étendu, tandis que je ne l'ai jamais observé quand le muscle a été fixé avant d'être détaché et dissocié. Ainsi, d'après ce que nous venons de voir, nous dirons que *si la disposition héliçoïdale des fibrilles est favorable à la rapidité de la contraction elle est défavorable à son énergie*. Mais, nous savons que, chez les Acéphales, les parties musculaires vitreuses, à fibrilles héliçoïdales sont destinées à exécuter seulement des mouvements rapides, les efforts soutenus étant effectués par les parties nacrées formées de fibres à fibrilles parallèles à leur axe.

Deux autres objections qui pourraient encore être faites à cette théorie doivent en dernier lieu être examinés :

1° Comment se fait-il que le raccourcissement des muscles adducteurs, nécessaire pour déterminer la fermeture complète des valves, n'est que de 25 à 40 p. 100 de sa longueur, alors qu'il pourrait atteindre à peu près les 75 p. 100 de cette longueur ?

Je répondrai à cela que les muscles adducteurs ont non seulement pour rôle d'amener les valves en contact, mais encore de les maintenir rapprochées en luttant par leur *élasticité* et leur *tonicité* contre la résistance élastique du ligament.

Si leur raccourcissement maximum était atteint lors de la fermeture des valves, les fibres n'auraient plus assez de tonicité et d'élasticité pour maintenir les valves rapprochées. Rappelons d'ailleurs que le même fait existe pour les muscles striés des Vertébrés chez lesquels, lors des contractions les plus complètes, le raccourcissement est loin d'atteindre le degré qu'il pourrait avoir si l'on détachait l'une des insertions de ces muscles.

2° Pourquoi les muscles adducteurs rétractés librement ne prennent-ils pas la hauteur minimum que pourrait leur donner la contraction complète des fibrilles de leurs fibres constitutives et qui amènerait l'angle de croisement de leurs fibrilles à une valeur voisine de 107 degrés ?

Je crois qu'il faut en chercher la raison dans ce fait que le contenu des fibres n'est pas une substance homogène plus ou moins fluide et indéfiniment déformable comme le croient certains physiciens qui ramènent la contraction des fibres lisses à une question de modification de la tension superficielle de leur enveloppe, mais est au contraire une substance structurée dont la constitution est en rapport avec les déformations physiologiques du muscle. Lorsque celui-ci n'est plus distendu par l'élasticité du ligament et se rétracte librement, ses fibres s'arrêtent dans un état d'équilibre stable, réglé par les tensions relatives inverses du sarcoplasma et des fibrilles ; l'élasticité du premier tendant à allonger chaque segment de fibre

et celle des secondes tendant au contraire à le raccourcir (1).

L'angle de croisement des fibrilles correspondant à cet état d'équilibre varie dans des limites assez étendues chez les différents Acéphales et il peut même varier légèrement pour les fibres d'un même muscle. En moyenne, j'ai trouvé les nombres suivants : *Ostrea edulis, Anodonta Cygnea, Arca barbata* (60 à 70°) ; *Cardium Norvegicum, Tellina crassa* (45 à 60°) ; *Ensis siliqua, Solen vagina* (40 à 50°); *Tapes decussatus, Tapes edulis, Lutraria elliptica* (30 à 40°) ; *Dosinia exoleta* (25 à 30°).

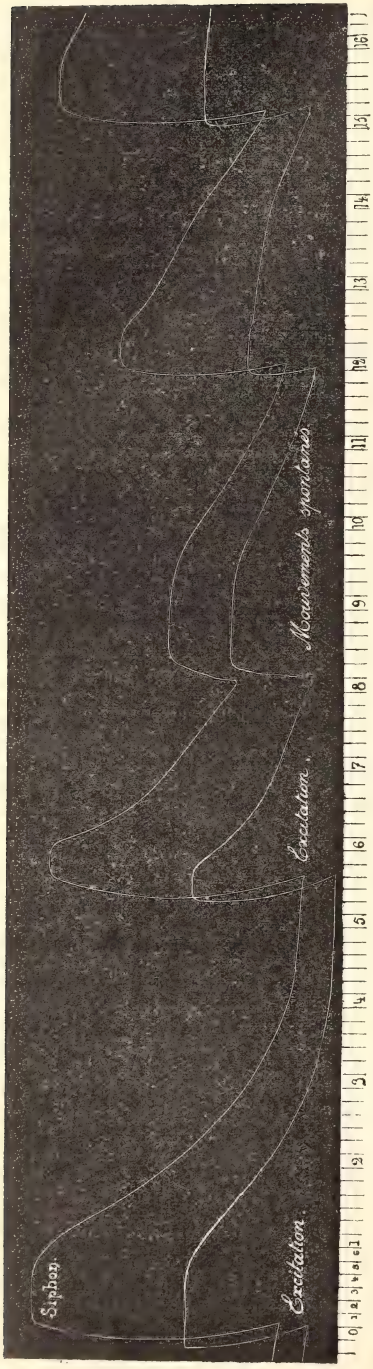
En comparant elles, chez un grand nombre d'Acéphales, d'une part les courbes de fermeture des valves obtenues dans les mêmes conditions et d'autre part les valeurs des angles de croisement des fibrilles de leurs fibres dans des conditions également identiques, j'ai constaté que la rapidité plus ou moins grande de la contraction des muscles adducteurs est en rapport avec la valeur plus ou moins grande de l'angle de croisement de leurs fibrilles pour un état déterminé de ces muscles (contraction de fermeture ou rétraction complète).

Par exemple, la contraction est rapide et l'angle de croisement des fibrilles assez élevé chez les *Cardium*, les Huîtres, les *Solen*, les *Tapes*, etc., ; elle est lente et l'angle est faible chez les *Dosinies*, les *Lutraires*, etc.

On peut vérifier ces conclusions en comparant la forme des courbes de fermeture des valves, obtenues dans les mêmes conditions, chez différents Acéphales, avec les angles de croisement des fibrilles de leurs fibres prises dans des conditions déterminées.

Ostrea edulis	65°	Moyennes des angles de croisement des fibrilles pour la partie vitreuse de leurs muscles adducteurs fixés en rétraction complète.
Cardium Norvegicum	50°	
Ensis siliqua	40°	
Lutraria elliptica	35°	
Dosinia exoleta	27°	

(1) J'ai fait abstraction de l'élasticité propre du sarcolemme qui doit agir dans le même sens que celle des fibrilles, puisque la surface latérale des segments de fibres diminue en même temps que leur hauteur.

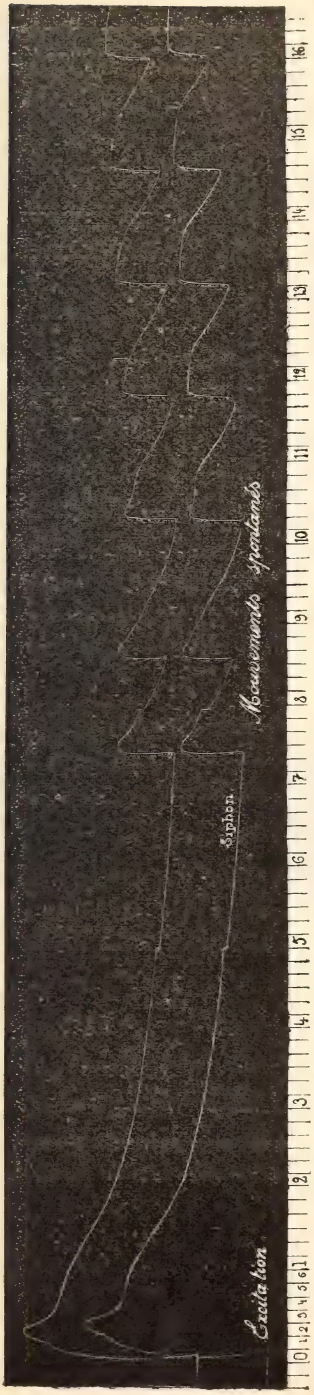


CHAPITRE VII

MOUVEMENTS DES VALVES

En général, chez les Dimyaires, les valves ne s'ouvrent et ne se ferment pas en tournant simplement autour d'un axe passant par la ligne cardinale. Elles exécutent le plus souvent, en même temps que ce mouvement de rotation, un mouvement de bascule autour d'un axe dorso-ventral. Autrement dit, pendant une ouverture ou une fermeture de l'Acéphale supposé fixé par l'une de ses valves, si l'on considère deux points à égale distance de la ligne cardinale et pris respectivement sur le bord antérieur et le bord postérieur de la

Fig. LXXXVIII (réduite de moitié). *Venus verrucosa*. Mouvements de deux points des bords antérieur et postérieur des valves, situés à égale distance de la ligne cardinale, enregistrés sur une glissière verticale enfumée. entraînée d'un mouvement lent et uniforme; amplification des leviers 140/10. Le temps est marqué en séries de 10 secondes et en minutes. Le mouvement du bord postérieur correspondant aux siphons est bien plus ample que celui du bord antérieur. Les mouvements de fermeture provoqués et spontanés commencent en même temps pour les deux bords, mais les mouvements d'ouverture du bord postérieur débutent en général un peu avant ceux du bord antérieur.



valve mobile, l'un de ces points s'élève ou s'abaisse plus que l'autre.

Je ne reprendrai pas ici l'étude complète de cette question des mouvements de bascule pour laquelle je renvoie le lecteur au mémoire que je lui ai consacré (**1906** *a*), mais je crois néanmoins nécessaire d'en rappeler les conclusions. D'après mes recherches, les mouvements de bascule des valves des Acéphales peuvent tenir à deux causes : 1° A l'amplitude différente des mouvements des deux bords de ces valves, alors que ceux-ci s'effectuent pendant le même temps ; 2° A la non simultanéité des mouvements de ces deux bords, leur amplitude pouvant être à peu près la même. Suivant les cas, une seule de ces causes peut agir, mais le plus souvent elles agissent toutes les deux à la fois ainsi que je vais l'indiquer.

FIG. LXXXIX (réduite de moitié). *Dosinia exoleta*. Mêmes conditions que pour la figure précédente. Cette figure montre que pour les mouvements de fermeture plus ou moins étendues s'effectuant à partir de l'ouverture complète, soit à la suite d'une excitation, soit spontanément, le bord postérieur correspondant aux siphons, exécute un mouvement à peine plus étendu que le bord antérieur. Pour les mouvements spontanés s'effectuant à partir d'une demi-ouverture, elle montre au contraire que les déplacements des deux bords des valves ont la même amplitude et qu'il n'existe aucun mouvement de bascule.

1° Chez les Dimyaires siphonés dont les siphons sont assez développés, il existe, lors de l'ouverture et de la fermeture des valves, un mouvement de bascule consistant en ce que le bord postérieur de ces valves, correspondant aux siphons, s'ouvre plus rapidement et se ferme plus lentement que le bord antérieur et effectue un déplacement plus considérable. Le phénomène est particulièrement accentué chez *Lutraria elliptica, Mactra glauca, Psammobia vespertina, Venus verrucosa.* Il est moins marqué chez *Tapes decussatus.*

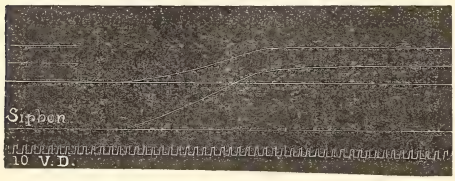


FIG. XC (réduite de moitié). *Tapes decussatus.* Mêmes conditions que pour les figures précédentes, sauf que l'enregistrement a été fait sur un cylindre vertical. Cette figure montre que pour un petit bâillement des valves, le pord postérieur, correspondant aux siphons, s'ouvre notablement plus que le bord antérieur. Lors de la fermeture, on voit en effet que le bord postérieur effectue un mouvement bien plus étendu que l'autre. La différence de l'amplitude des mouvements des deux bords est aussi accentuée que dans le cas d'un bâillement bien plus grand.

La fermeture des valves spontanée ou provoquée et le plus souvent aussi leur ouverture commencent à se produire rigoureusement au même moment pour leurs deux bords, mais, tandis que ces deux bords arrivent à l'ouverture complète simultanément, la fermeture du bord postérieur s'achève un peu après celle du bord antérieur quand même les siphons ne sont pas épanouis.

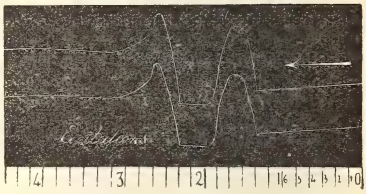


FIG. XCI. (réduite de moitié). *Pecten varius.* Mêmes conditions que pour les figures LXXXVIII et LXXXIX. On voit que des excitations portées sur le manteau déterminent des mouvements de fermeture suivis de mouvements d'ouverture identiques sans aucune trace de mouvements de bascule.

Chez *Mya truncata* dont les siphons, très developpés, sont entourés d'une enveloppe noirâtre assez rigide, mais dont les valves présentent une large échancrure pour les laisser passer, le mouvement de bascule est l'inverse de celui des types précédemment cités. Le bord postérieur a en effet un mouvement un peu moins ample que celui du bord antérieur, ce

qui ne l'empêche pas de se fermer et de s'ouvrir plus lentement que ce dernier.

Il faut noter enfin, que les mouvements de bascule sont surtout accentués au début de l'ouverture ou vers la fin de la fermeture des valves, c'est-à-dire lorsque celles-ci sont peu écartées, tandis qu'ils sont bien moins marqués quand les valves bâillent largement.

2° Chez les Dimyaires siphonés dont les siphons sont très minces (*Dosinia exoleta*) et chez les Dimyaires asiphonés (*Anodonta Cygnea, Unio tumidus*), les mouvements de bascule sont inappréciables quand les valves effectuent des mouvements étendus mais, les valves étant fermées, par suite du relâchement non simultané des deux muscles adducteurs, un bord peut s'ouvrir alors que l'autre reste fermé, ou bien ils s'ouvrent inégalement. Le plus souvent, c'est le bord postérieur, correspondant aux siphons, qui s'ouvre alors que le bord antérieur reste fermé, mais l'inverse se produit également, surtout chez les Asiphonés quand le pied est développé (Anodonte, *Unio*).

Ainsi, les mouvements de bascule se produisent lorsque les valves bâillent faiblement et ils sont destinés à permettre la sortie du pied pour la locomotion et des siphons (Siphonés) ou même la simple ouverture des orifices postérieurs du manteau quand les siphons n'existent pas (Asiphonés) pour la respiration.

3° Chez les Monomyaires (*Ostrea, edulis Pecten*) et chez les Dimyaires anisomyaires qui, au point de vue fonctionnel, se comportent comme des Monomyaires (*Mytilus edulis*), je n'ai pu, contrairement à Anthony, constater aucune trace de mouvement de bascule des valves. Ces mouvements n'auraient d'ailleurs chez eux aucune utilité. Il en est de même chez les Dimyaires dont la charnière, rectiligne, est étendue, munie de nombreuses dents s'engrenant les unes entre les autres et d'un ligament peu extensible (*Arca, Pectunculus*).

Je reproduis quelques graphiques des plus typiques correspon-

dant aux trois cas que je viens de distinguer (fig. LXXXVIII à XCI).

J'ai mis en évidence (MORPHOLOGIE, chap. II, p. 302 à 305), les dispositions anatomiques qui permettent la production de ces mouvements de bascule. Je dirai seulement que ces dispositions n'ont pas été créées primitivement pour que les Mollusques puissent accomplir ou non des mouvements de bascule de leurs valves, mais, très probablement au contraire, se sont réalisées peu à peu par suite de la nécessité de vivre dans des conditions particulières (par exemple, nécessité de sortir le pied pour la locomotion ou les siphons pour la respiration). Les efforts accomplis par les Mollusques et dirigés dans des sens déterminés, ont vraisemblablement entraîné des modifications particulières dans la disposition du ligament, des muscles adducteurs et même dans la forme des valves. Ces dispositions ainsi réalisées peu à peu, se seraient ensuite transmises par hérédité (1).

BIBLIOGRAPHIE

1904 *a.* ANTHONY (R.). Note sur la forme et la structure des muscles adducteurs des Mollusques Acéphales. (*Bull. Soc. Philom. de Paris*, 9° ser. T. VI, n° 3 (Communication faite le 26 décembre 1903).

1905 *a.* ANTHONY (R.). Influence de la fixation pleurothétique sur la Morphologie des Mollusques Acéphales Dimyaires (*Thèse Fac. d. Sc. de Paris et Ann. d. Sc. nat., Zool.*, 9° *ser.* T. I).

1897. BALLOWITZ (E.). Ueber den feineren Bau der Muskelsubstanzen. 1. Musklfaser der Cephalopoden (*Arch. f. Mik. Anat.*, Bd. XXXIX, p. 291, 2 Taf).

1895. BIEDERMANN (W.). Elektrophysiologie (p. 152 et suiv., Iéna).

1880. BLANCHARD (R.). Note sur la présence des muscles striés chez les Mollusques Acéphales monomyaires (*C. R. Soc. de Biol.* 20 mars; *Soc. zool. de France* 23 mars et *Revue internat. des Sc. biolog.*, t. V, p. 256).

(1) Une étude morphologique des valves des Mollusques actuels et de celles des formes fossiles dont ils dérivent permettrait peut-être de s'assurer de la réalité de cette hypothèse.

1888 *b.* Blanchard (R.). De la présence des muscles striés chez les Mollusques (*C. R. Acad. Sc.*, p. 425).

1869 *a.* Boll (Fr.). Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus (*Arch. f. Mik. Anat.*, Bd. IV, supplément).

1862 Bronn (H. G.). Klassen und Ordnungen der Weichthiere. Bd. III (Malacozoa Acephala), p. 360.

1878 *a.* Coutance (A.). De l'énergie et de la structure musculaire chez les Mollusques acéphales, 18 fig. et 2 pl. (Paris).

1892. Eimer (Th.). Die Entstehung und Ausbildung des Muskelgewebes, insbesondere der Querstreifung desselben als Wirkung der Thätigkeit betrachtet (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. LIII, suppl., p. 80).

1881. Engelmann (Th. W.). Ueber den faserigen Bau der contraktilen Substanzen, mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräggestreiften Muskelfasern (*Arch. f. d. gesam. Physiologie*, Bd. XXV).

1906 *b.* Engelmann (Th. W.). Zur Theorie der contractilität (*Sitzungsb. d. könig. preuss. Akad. d. wissens.* Zweit. Halbbd., p. 694).

1863 Fick (A.). Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen (Braunschweig).

1888 *a.* Fol (H.). Sur la structure microscopique des muscles des Mollusques (*C. R. Acad. des Sc.*, p. 306).

1888 *e.* Fol (H.). Sur la répartition du tissu musculaire strié chez divers Invertébrés (*C. R. Acad. des Sc.*, p. 1178).

1896. Fol (H.). Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anotomie (Leipzig. W. Engelmann).

1901. Heidenhain (M.). Struktur der kontraktilen Materic (*Ergebn. d. Anat. u. Entwicklung.* von F. Merkel et R. Bonnet).

1878 *b. v.* Jhering (H.). Ueber Anomia, nebst Bemerkungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur bei den Muscheln (*Zeistch. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX, suppl., 1 Taf.).

1902 *a.* Jobert. Sur la structure des muscles de l'Anomia ephippium (*C. R. Acad. Sc.*, séance du 24 novembre).

1899. Jolyet et Sellier. Contribution à l'étude de la physiologie comparée de la contraction musculaire chez les Invertébrés (*Travaux de la Station zoologique d'Arcachon*).

1892. Knoll (Ph.). Zur Lehre von den doppelt schräggestreiften Muskelfasern (*Wiener Sitzungsb. Math.-nat. Cl.*, Bd. CI).

1846 Lebert (H.). und Robin (Ch.). Kurze Notiz über allgemeine vergleichende Anatomie niederer Tiere (*Muller's Archiv.*).

1850 Lebert. Recherches sur la formation des muscles dans les animaux

Vertébrés, et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux (*Ann. des Sc. nat.*, T. XIII).

1904 *b*. Marceau (F.). Note sur la structure et le mode de contraction des muscles adducteurs des Lamellibranches (*Bull. Soc. d'hist. nat. du Doubs* et *C. R. Acad. Sc.*, 16 mai 1904).

1904 *c*. Marceau (F.). Note sur les fonctions respectives des deux parties des muscles adducteurs chez les Lemellibranches (*Bull. Soc. d'hist. nat. du Doubs* et *C. R. Acad. Sc.*, 30 mai 1904).

1904 *d*. Marceau (F.). Recherches expérimentales et théoriques sur le mécanisme de la contraction des fibres lisses dites à double striation oblique ou à fibrilles héliçoïdales et en particulier de celles des muscles adducteurs des Lamellibranches (*Bull. Soc. d'hist. nat. du Doubs* et *C. R. Acad. Sc.*, 4 juillet 1904).

1905 *b*. Marceau (F.). Recherches sur la physiologie et en particulier sur les lois de la production de travail mécanique par les muscles adducteurs des Acéphales (*Bull. de la* Stat. biol. d'Arcachon et C. R. Acad. Sc., 24 juillet).

1906 *a*. Marceau (F.). Recherches sur le mouvement de bascule des valves de certains Acéphales pendant leur ouverture et leur fermeture et ses conséquences morphogéniques (*C. R. Acad. d. Sc.*, juillet 1906 et *Bull. Soc. biol.* d'Arcachon).

1908. Marceau (F.). Sur les fibres musculaires dites doublement striées obliquement (*Bibliog. Anat.*, fasc. 3, T. XVII).

1860 Margô (Th.). Ueber die Muskelfasern der Mollusken (*Sitzungsb. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-nat. Cl.*, Bd. XXXIX, p. 559).

1888 *f*. Marshall (C. F.). Observations on the Structure and Distribution of Striped and Unstriped Muscle in the Animal kingdom, and a Theory of Muscular Contraction (*Quart. Journ. of Mik. Sc.*, vol. XXVIII, p. 87).

1884. Plateau (F.). Recherches sur la force absolue des muscles des Invertébrés, 1e partie : force absolue des muscles adducteurs des Mollusques Lamellibranches (*Arch. de Zool. exper. et gen.*, 2e série, T. II).

1903. Prenant (A.). Sur les « fibres striées des Invertébrés ». (*C. R. Soc. de Biol*, p. 1041).

1888 *c*. Roule (L.). Sur la structure des fibres musculaires appartenant aux muscles rétracteurs des valves des Mollusques Lamellibranches (*C. R. Acad. des Sc.* p. 872).

1902 *b*. Schneider (K. C.). Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere (Jena).

1869 *b*. Schwalbe (G.). Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. V).

1888 *d*. Tourneux et Barrois. Sur l'existence de fibres musculaires striées dans les muscles adducteurs des valves chez les Pectinidés (*C. R. Soc. de Biol.*, 25 février).

1865. Vaillant (L.). Recherches sur la famille des Tridacnidés (*Ann. des Sc. nat. Zoologie*, 5º série, T. IV, p. 65).

1891. Wackwitz (J.). Beiträge zur Histologie der Mollusken-Muskulatur, speziell der Heteropoden und Pteropoden (*Zoolog. Beiträge* herausgeg. von A. Schneider et E. Rohde, Bd. III, Heft 1, p. 129. Breslau).

1847. Wagener (G. R.). Lehrb. d. vergl. Anat., Bd. II, p. 470 (Leipzig).

1863. Wagener (G. R.). Ueber die Muskulfaser der Evertebraten (*Archiv. f. Anat., Physiolol. u. wissenschaft. Medicin.* herausgeg. von Reichert u. du Bois Reymond, Bd. XXX).

1862. Weissmann (A.). Ueber die zwei Typen contractilen Gewebes etc. (*Henle u. Pffeifer's Zeitschr, f. rat. Medicin*, III. Reihe, Bd. XV).

CONCLUSIONS

Les conclusions relatives aux différents chapitres sont indiquées aux pages suivantes :

Morphologie :

Chap. II, p. 302, 303, 306, 307, 308, 309, 315 et 321.

Histologie :

Chap. III, p. 342 à 345, 347, 349 à 352, 354, 356 à 359, 361.

Physiologie :

Chap. II, p. 371 à 373, 375, 382 et 384.
Chap. III, p. 396 à 398, 399,
Chap. IV, p. 401, 402, 405, 406, 411 et 412.
Chap. V, p. 415, 414, 419 et 420.
Chap. VI, p. 428, 429, 433, 434, 444, 451, 452 et 455.
Chap. VII, p. 458 à 461.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE IX

Fig. 1. Fragment de fibre de la partie vitreuse d'un muscle adducteur d'Acéphale examinée après dissociation par l'acide azotique à 20 p. 100. × 1000.

Avec une certaine mise au point, les fibrilles, fines et claires, délimitent des mailles losangiques plus sombres, par leur entrecroisement optique (striation dite *doublement oblique*). L'examen de coupes colorées à l'hématoxyline ferrique confirme cette interprétation (Pl. X, fig. 11 et 12).

Fig. 2 et 3. Fragments de fibres de la partie vitreuse du muscle adducteur d'*Anomia ephippium*, dissociés par l'acide azotique à 20 p. 100. × 750. Dans la fig. 2, la fibre offre une striation tantôt doublement oblique, comparable à celle de la fig. 1, tantôt transversale. Dans la fig. 3, la fibre offre deux striations transversales discordantes. Elle est munie d'un noyau périphérique.

L'examen de coupes colorées à l'hématoxyline ferrique (Pl. X, fig. 32) montre que ces différents aspects de striation sont dûs à la présence, dans ces fibres, de petites colonnettes striées ordinaires dont les éléments correspondants chevauchent les uns par rapport aux autres de diverses façons.

FIG. 4. Coupe transversale du muscle adducteur d'*Ensis siliqua* rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique-éosine, × 750.

Tc, tissu conjonctif. *Fn*, fibres normales dont le corps est coloré en brun foncé et dont la périphérie présente un sarcolemme rose vif. *Fd*, fibres en voie de destruction (sarcolytes) dont le corps, coloré en rose brun, n'a retenu qu'à peine la laque ferrique.

FIG. 5 et 6. Coupes transversales du même muscle vues à un plus fort grossissement et dont la coloration a été convenablement différenciée.

FIG. 5, fixation du muscle en extension ; FIG. 6, fixation du muscle en rétraction libre, × 1500. Dans la fig. 5, les fibres normales, à section rubanée, ne présentent qu'une seule assise périphérique de fibrilles colorées en noir et un sarcolemme coloré en rose vif. Dans la fig. 6, les fibrilles paraissent plus épaissies et leur trajet hélicoïdal se traduit, lorsqu'on tourne le bouton de la vis micrométrique dans le sens des aiguilles d'une montre, par un déplacement apparent de ces fibrilles dans le sens indiqué par les flèches. Dans les fibres en voie de destruction (sarcolytes), les fibrilles sont assez mal indiquées par de petites taches grises.

FIG. 7. Coupe transversale du muscle adducteur d'*Ostrea edulis* (partie nacrée) rétracté librement Zenker, hématoxyline ferrique-éosine, × 750.

Le tissu conjonctif entoure non seulement les faisceaux de fibres, mais encore envoie entre elles quelques fines ramifications.

FIG. 8 et 9. Coupes transversales du muscle adducteur d'*Ostrea edulis* rétracté librement. Alcool absolu, bleu polychrome de Unna. FIG. 8, partie nacrée ; FIG. 9, partie vitreuse. × 1500. Les fibres, très fortement rétractées, ont le corps coloré en bleu et présentent un fin sarcolemme coloré en violet foncé avec reflets rougeâtres sous un vif éclairage. Les noyaux des fibres et du tissu conjonctif sont également colorés en violet rougeâtre.

FIG. 10. Fragment de fibre striée du muscle adducteur de *Pecten maximus* (partie vitreuse) rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique-éosine, × 2000. Ces fibres présentent une striation analogue à celle des fibres cardiaques ou des muscles volontaires des Vertébrés. Les disques minces, colorés en rose vif, sont cependant plus ténus.

PLANCHE X

FIG. 11 et 12. Fragments de fibres du muscle adducteur postérieur d'*Ensis siliqua*, détaché de ses insertions et rétracté librement. Fixation au liquide de Zenker, coloration à l'hématoxyline ferrique, × 1125. Les fibrilles, enroulées en hélice, se présentent en deux plans superposés, car la mise au point de l'un est toujours plus nette que celle de l'autre. L'examen de coupes transversales (Pl. IX, fig. 5 et 6) confirme ce fait. Au point d'entrecroisement optique des fibrilles, on voit de petits renflements plus fortement colorés, qu'en raison de leur position constante on ne peut interpréter comme des granulations fibrillaires.

FIG. 13. Fragment de fibre du muscle adducteur postérieur (partie vitreuse) d'*Anodonta Cygnea* rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, × 1125. Les fibrilles apparaissent moins nettement que chez *Ensis siliqua* parce qu'il en existe au moins deux assises dans le corps de la fibre ainsi que le montre l'examen de coupes transversales (fig. 14).

FIG. 14. Coupe transversale de trois fibres de la partie vitreuse du muscle adducteur postérieur d'*Anodonta Cygnea*, × 1125. On voit que les fibrilles sont disposées en général en deux assises dans les fibres.

FIG. 15 et 16. Figures correspondantes aux deux précédentes pour la partie nacrée du même muscle adducteur rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, × 1125. FIG. 15 : Les fibrilles sont fines, peu distinctes et paraissent obliques dans deux

directions conjuguées par rapport à l'axe de la fibre et dessiner un réseau à mailles losangiques. FIG. 16 : Les fibrilles sont très nombreuses dans les fibres et très serrées les unes contre les autres. Etant données ces deux figures, l'interprétation la plus logique de la structure des fibres est d'admettre que les fibrilles, fines, sont anastomosées latéralement. Par la rétraction des fibres, les mailles formées par les anastomoses latérales des fibrilles, deviennent losangiques alors qu'elles sont linéaires et peu visibles quand les fibres ont été fixées en extension.

FIG. 17. Fragment de fibre du muscle adducteur de *Pecten maximus* (partie nacrée) rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, × 1125. Les fibrilles offrent un aspect analogue à celui qu'elles ont dans les fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs de l'Anodonte, mais elles sont plus grosses et leur disposition en réseau à mailles losangiques est encore plus nette. On voit un noyau aplati sous-sarcolemmique.

FIG. 18 et 19. Coupes transversales de fibres de la partie nacrée du muscle adducteur de *Pecten maximus* fixé en extension (fig. 18) et fixé en rétraction (fig. 19). Même traitement, × 1125. Les fibrilles, très nombreuses et très serrées les unes contre les autres dans les fibres, paraissent groupées parfois en des sortes de colonnettes.

FIG. 20 et 21. Coupes transversales de fibres du muscle adducteur postérieur de *Tapes decussatus* rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, × 1125. FIG. 20, partie vitreuse : Les fibrilles, disposées en plusieurs assises, sont parfois alignées en lames à direction radiale. FIG. 21, partie nacrée : Les fibrilles sont encore plus fines et plus serrées les unes contre les autres que dans la partie vitreuse ; on voit deux cellules conjonctives rameuses et le noyau d'une fibre situé à la périphérie de celle-ci, sous le sarcolemme.

FIG. 22. Coupe transversale de trois fibres du muscle adducteur postérieur de *Lutraria elliptica* (aspect vitreux). Zenker, hématoxyline ferrique, ×1125. Les fibrilles, très nombreuses et très serrées les unes contre les autres, sont en général groupées en petits faisceaux allongés dans le sens radial des fibres.

FIG. 23 et 24. Coupes transversales de fibres du muscle adducteur d'*Ostrea edulis* rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, × 1125. FIG. 23, partie vitreuse et FIG. 24 partie nacrée. Les fibrilles sont disposées dans ces fibres comme chez l'Anodonte (comparer avec les fig. 14 et 16).

FIG. 25 et 26. Coupes transversales de fibres du muscle adducteur postérieur de *Cardium Norvegicum* rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, × 1125.

FIG. 15, partie vitreuse : Les fibres ont une section rubanée comme chez les *Solen* et les fibrilles y sont disposées en une seule assise périphérique (comparer avec les fig. 5 et 6, Pl. IX).

FIG. 26, partie nacrée : Les fibres ont une section arrondie et les fibrilles, serrées les unes contre les autres, sont réparties dans toute la masse de la fibre.

FIG. 27 et 28. Coupes transversales de fibres du muscle adducteur d'*Ostrea edulis* rétracté librement. Traitement par la méthode de Cajal p. 337, × 562,5. FIG. 27, partie vitreuse ; FIG. 28, partie nacrée. Les fibres, très peu rétractées, ont conservé à peu près leur positions relatives. Les fibrilles sont parfois assez visibles et on les a représentées dans quelques fibres.

FIG. 29. Fragments de fibres du muscle adducteur de *Pecten maximus* (partie vitreuse) rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, × 1125.

Ces fibres, formant un résau à mailles linéaires très allongées et à branches très inégales (fig. XXXI c, p. 350) sont elles-mêmes constituées par un certain nombre de petites colonnettes musculaires striées ordinaires. Les striations des colonnettes assez souvent transversales, sont parfois obliques par rapport à la direction de ces dernières. De plus, ces striations, transversales ou obliques, sont le plus souvent en discordance les unes avec les autres dans les colonnettes voisines. Cette structure des fibres est expliquée par l'examen de coupes transversales (fig. 30 et 31).

FIG. 30 et 31. Fragments de coupes transversales du muscle adducteur de *Pecten maximus* (partie vitreuse). Mêmes conditions que pour la figure précédente.

Les coupes des colonnettes musculaires ont la forme de lignes épaissies dont la direction offre une certaine régularité. Avec un plus fort grossissement (1925 dia-

mètres) et une différenciation convenable, on voit que ces colonnettes sont formées d'une seule assise de fibrilles. Il existe même des colonnettes réduites à une ou deux fibrilles, ce que confirme l'examen de coupes longitudinales du muscle (fig. 31).

Fig. 32 et 33. Vues longtitudinales et coupes transversales de fibres du muscle adducteur d'*Anomia ephippium* (partie vitreuse) rétracté librement. Mêmes conditions que pour les figures 29, 30 et 31. Les fibres musculaires ont une constitution analogue à celles de *Pecten maximus*, mais les colonnettes sont un peu plus épaisses et les striations sont le plus souvent obliques par rapport à leur axe. D'autre part, les discordances de striation dans les colonnettes voisines sont plus marquées. Souvent, les striations dans deux colonnettes voisines ont une obliquité inverse ; c'est ce que les anciens anatomistes avaient appelé la *striation en chevrons*. A droite de la figure 33 ont été représentées la coupe de deux colonnettes au grossissement de 1925 diamètres.

Fig. 34. Coupe transversale de fibres de la partie nacrée du muscle adducteur d'*Anomia ephippium* rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, × 1125.

Fig. 35, 36 et 37. Figures correspondantes aux précédentes pour le muscle adducteur de *Spondylus gœderopus* (partie vitreuse), fixé en moyenne extension. Même traitement. Fig. 35 et 37 : × 1125 ; Fig. 36 : × 862,5.

La striation dans les colonnettes est parfois transversale (fig. 35 gauche) ; le plus souvent elle est oblique et en discordance pour les colonnettes voisines (fig. 35 droite). Le groupe de quelques colonnettes offre souvent l'aspect d'une striation comparable à une *natte de cheveux tressée à trois brins*. La figure 36, dont le grossissement (× 862,5) est plus faible montre encore mieux ce fait. Dans tous les cas, cette striation, ressemblant grossièrement à une striation doublement oblique type, ne lui est cependant pas comparable puisqu'elle est constituée par des fibrilles striées ordinaires, parallèles à l'axe des colonnettes, mais dont les éléments correspondants présentent, dans leur position, des discordances particulières.

Fig. 38 et 39. Figures correspondantes aux précédentes pour le muscle adducteur de *Lima inflata* (partie vitreuse) fixé en moyenne extension. Même traitement que précédemment, × 1125. Les fibres de ce muscle sont constituées comme celles de *Spondylus gœderopus*.

Fig. 40 et 41. Fragments des coupes transversales du muscle adducteur de *Lima inflata* fixé en moyenne extension. Zenker, hématoxyline ferrique, × 1125.

Fig. 30, partie vitreuse, Fig. 31, partie nacrée. On voit la répartition du tissu conjonctif et des fibres musculaires.

PLANCHE XI

Fig. 42 et 43. Fragments de fibres du muscle adducteur de *Pecten maximus* (partie nacrée) rétracté librement. Dissociation par l'acide azotique à 20 p. 100, × 562,5. Les fibrilles semblent orientées dans deux directions obliques conjuguées par rapport à l'axe des fibres, mais le réseau losangique qu'elles forment est moins net que celui des fibres de la partie vitreuse des muscles adducteurs de la plupart des autres Acéphales, (comparer avec les fig. 44, 45 et 51 et aussi avec les fig. 11, 12 et 13, Pl. X). Les éléments des mailles du réseau à directions conjuguées sont mises au point simultanément, contrairement à ce qui a lieu avec les fibres de la partie vitreuse des autres Acéphales, ce qui exclut l'idée d'admettre l'existence de fibrilles enroulées en hélices à la surface de la fibre comme dans ces dernières. Dans la fig. 42, la fibre, rompue artificiellement au niveau d'un noyau, montre le sarcolemme. La fig. 43 représente l'extrémité d'une fibre à peine effilée et obtuse.

Fig. 44 et 45. Fragments de fibres du muscle adducteur postérieur d'*Anodonta Cygnea* (partie vitreuse) rétracté librement. Dissociation par l'acide azotique à 20 p. 100, × 450. Les fibrilles paraissent orientées obliquement dans deux directions conjuguées par rapport à l'axe des fibres. Leur mise au point dans ces directions n'étant jamais simultanée dans une région déterminée, on doit admettre que le réseau losangique est produit par l'entrecroisement optique de fibrilles hélicoïdales situées sur deux faces opposées de la fibre. Le noyau des fibres, entouré d'une très petite quantité de protoplasma forme une saillie sous le sarcolemme.

FIG. 46 et 47. Fragments de fibres des muscles adducteurs de *Pholas candidus* (fig. 46) et de *Mya truncata* (fig. 47). Dissociation par l'acide azotique à 20 p. 100, × 450. Ces fibres présentent un noyau saillant sous-sarcolemmique et des fibrilles fines, semblant anastomosées latéralement en un réseau à mailles losangiques un peu irrégulières.

FIG. 48 et 49. Fragments de fibres du muscle adducteur postérieur (partie vitreuse) de *Mytilus edulis*, rétracté librement. Liquide de Perennyi, hématoxyline ferrique, × 862,5.

La fig. 48 montre les fibrilles, qui ont à peine retenu l'hématoxyline ferrique, anastomosées latéralement et limitant de petits espaces losangiques, assez réguliers, où la laque ferrique est restée fixée.

Dans la fig. 49, l'hématoxyline ferrique est restée plus fortement fixée suivant des bandes transversales, parfois un peu obliques, et assez régulièrement disposées, simulant une striation transversale grossière. On voit les fibrilles, très fines, dans les bandes claires. Il s'agit ici d'une fausse striation, car elle n'existe ni dans toutes les fibres, ni même dans toute l'étendue d'une fibre.

FIG. 50. Fragment du muscle adducteur de *Pecten maximus* (partie nacrée), rétracté librement et dissocié par l'acide azotique à 20 p. 100, × 450. Dans l'intervalle des fibres saines est un petit chapelet de sarcolytes (fibres fragmentées et en voie de destruction) ayant une forme naviculaire et où une fine striation longitudinale est visible.

FIG. 51. Un sarcolyte isolé du même muscle fixé au liquide de Zenker et coloré à l'hématoxyline ferrique, × 1125.

FIG. 52, 53 et 54. Sarcolytes du muscle adducteur postérieur d'*Ensis siliqua* rétracté librement et dissocié par l'acide azotique à 20 p. 100.

FIG. 52, × 562,5 ; FIG. 53 et 54, × 450. Dans ces sarcolytes, les fibrilles, encore enroulées en hélice, sont très visibles.

FIG. 55. Sarcolyte du même muscle fixé au liquide de Zenker et pris dans une coupe colorée à l'hématoxyline ferrique. × 1125. Les fibrilles héliçoïdales quoique ayant assez mal retenu la laque ferrique sont encore assez nettement visibles (comparer avec les fig. 11 et 12, Pl. X).

FIG. 56 à 60. Sarcolytes des muscles adducteurs de divers Acéphales, rétractés librement et dissociés par l'acide azotique à 20 p. 100, × 450.

FIG. 56. *Lutraria elliptica* (adducteur postérieur).

FIG. 57 et 58. *Mya truncata*. —

FIG. 59. *Cardium Norvegicum* (add. post., partie nacrée).

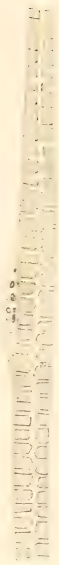
FIG. 60. *Cardium Norvegicum* (add. post., partie vitreuse).

PLANCHE XII

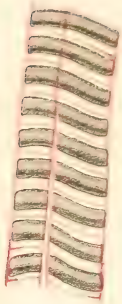
Tableau de la force absolue et de la résistance à la rupture des muscles adducteurs de quelques Acéphales (Voir p. 392 à 396 pour l'explication des données contenues dans ce tableau.

1

2



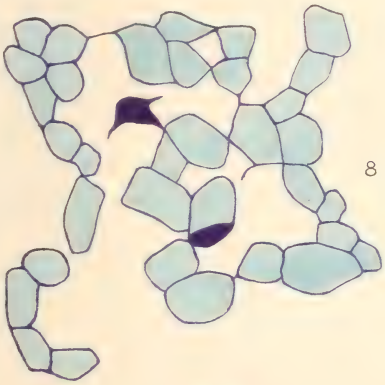
3



10

5

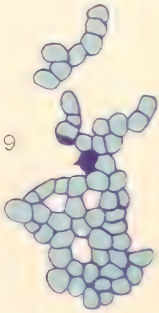
6



8

7

4



9

F. Marceau del.

MUSCLES ADDUCTEURS DES ACÉPHALES

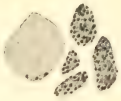
11

17

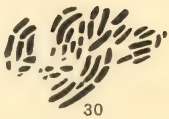
18

29

12


19

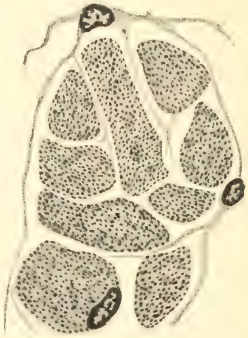
20

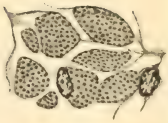

30

31

13

15


21

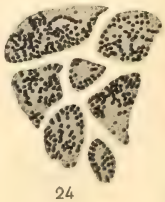

34

23

14

16

22

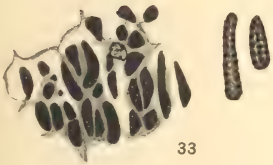

24

F. Marceau, del.

32

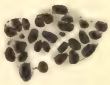
36 38

35

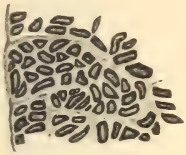


33

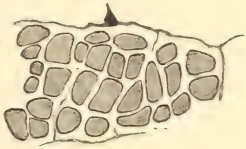
39



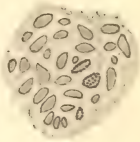
37



40

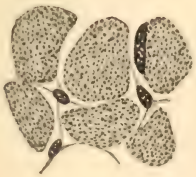


41



27

25



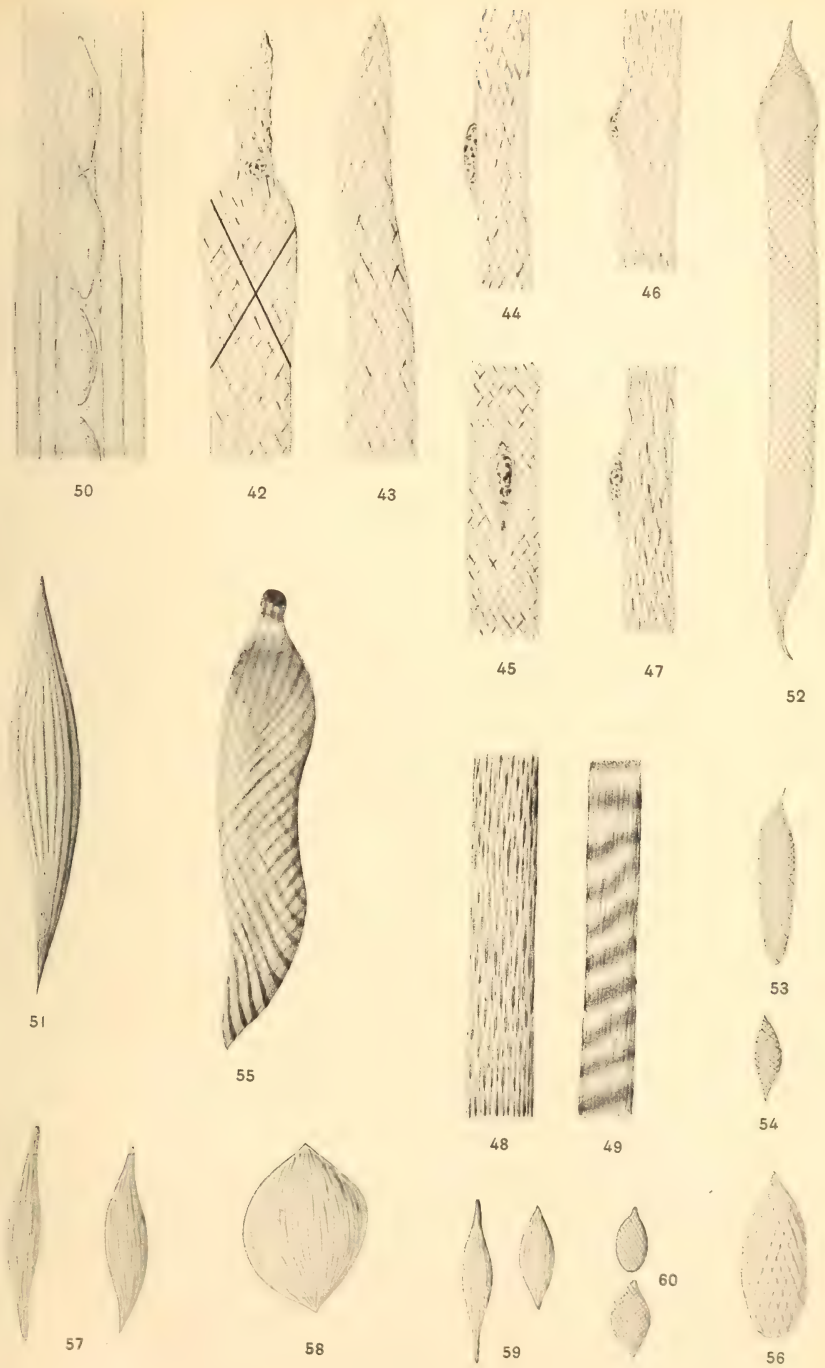
26

28

Phototypie Berthaud.

MUSCLES ADDUCTEURS DES ACÉPHALES

Phototypie Berthaud



F. Marceau, del.

Phototypie Berthaud.

MUSCLES ADDUCTEURS DES ACÉPHALES

NOMS DES MOLLUSQUES	Nombre d'individus examinés	Diamètre dorso-ventral (en millimètres)	Poids brut en grammes amenant			Rapport des bras de levier de la résistance et de la puissance			Poids de la valve inférieure	Résistance élastique du ligament
			un écartement du bord des valves de 1 ou 2 millim.	un écartement très accentué	la rupture des muscles adducteurs	ensemble des deux parties des m. add.	partie vitreuse	partie nacrée		
Anodonta Cygnea	3	48	770	1.500	2.210	43/15	43/16	43/14	8	
—	2	48	310	610	1.120				8	
		48	460	890	?				8	
Unio tumidus	2	34	1.420	1.970	2.610	31/18			6	
Ostrea edulis (de Marennes)	5	85	6.020	6.920	7.935	41/36	45/38	52/37	50	
—	2	85	0	270	915				50	
—	3	84	4.416	4.978	5.672				50	
Gryphea angulata (d'Arcachon)	3	120	3.896	4.710	5.360	87/47	45/41	61/43	60	
—	3	98	0	230	810				58	
—	3	95	3.515	4.285	4.850				55	
Avicula Tarentina (d'Arcachon)	1	60	2.050	3.050	4.000	37/19		37/19	40	
		60	1.740						40	
Tapes decussatus (de Marseille)	3	37	2.525	3.475	3.965	35/13		35/14	10	
		37	0						10	
		37	1.657						10	
Venus verrucosa (de Marseille)	3	37	4.385	4.885	5.385	33/13		33/14	9	
		37	0						9	
		37	4.050						9	
Donax trunculus (d'Arcachon)	2	25	400	700	800	26/10			5	
Dosinia exoleta (de St.-Vaast-la-Hougue)	2	39	2.575	2.750	3.075	33/14			8	
Isocardia cor (d'Arcachon)	1	80	4.230			60/28			45	
Cardium edule (de Boulogne)	5	28	605	800	858	24/8	24/8	24/8	3	
—	3	28	115	210	240				3	
		28	490	590	618				3	
Mactra glauca (d'Arcachon)	4	60	2.330			56/20			15	1
Solen vagina (d'Arcachon)	2	18	100	250	500	18/3			3	
Mytilus edulis (de Boulogne)	5	70	2.480	2.950	3.450	35/25	30/25	33/22	6	
—	2	70	1.185	1.360	1.570				6	
—	2	70	1.265	1.420	1.685				6	
Pecten maximus (d'Arcachon)	1	105	3.100	3.950	4.450	92/46		92/44	125	
		105	3.100	3.950	4.450				125	
Pecten varius (d'Arcachon)	3	46	350	700	800	42/20		42/22	5	
		46	350	700	800				5	

Tableau de la force absolue et de la résistance à l

Surface section des muscles dducteurs (en nt. carrés)		Force absolue des muscles adducteurs (en grammes)				Résistance à la rupture des muscles adducteurs (en gram'nes)				OBSERVATIONS
			par centimètre carré de surface de section				par centimètre carré de surface de section			
partie vitreuse	partie nacrée	totale	ensemble des deux parties	partie vitreuse	partie nacrée	totale	ensemble des deux parties	partie vitreuse	partie nacrée	
50	0,30	2.365	2.956							Coquille brisée sans rupture des m. add. avec 2.210 gr.
50	»	991		1.982		3.863		7.726		p. m. nacrée supprimée.
»	0,30	1.571			5.237					déduction théorique des données précédentes.
64	0,23	2.676	3.076			4.501	5.173			
70	0,58	7.256	5.668			9.088	7.100			
72	»	370		514		1.134		1.575		p. m. nacrée supprimée.
»	0,55	6.556			11.992	8.022			14.585	p. m. vitreuse supprimée.
64	0,49	7.522	6.656			9.981	8.832			
65	»	288		443		947		1.456		p. m. nacrée supprimée.
»	0,45	5.271			11.713	6.880			15.411	p. m. vitreuse supprimée.
65	0,32	4.342	4.476			7.830	8.072			
	0,32	3.388			10.587					Calcul théorique rapporté à la p. nacrée.
85	0,40	7.676	6.140			10.685	8.548			
85	»	878		1.033						déduction théorique des données précédentes.
	0,40	5.020			12.550					
30	0,30	11.475	12.750			13.678	15.198			
30	»	344		573						Déduction théorique des données précédentes.
	0,30	10.624			35.413					
18	0,08	1.227	4.719			2.085	8.019			
57	0,15	6.887	9.565			7.256	10.077			
52	0,36	9.573	10.878							Valve inférieure brisée.
29	0,06	1.843	5.265			2.577	7.334			
30	»	373		1.243		723		2.410		p. m. nacrée supprimée.
	0,06	1.498			24.966	1.857			30 950	déduction théorique.
5	0,16	7.603	4.722							Les valves se brisent.
8	»	1.563	3.256			3.006	6.262			Les m. add. sont complèt. vitreux L'add. post. ne se rompt pas.
4	0,20	3.828	8.700			4.836	10.990			
7	»	1.753		6.492		1.890		7.000		p. m. nacrée supprimée.
	0,20	2.253			11.265	2.533			12.665	p. m. vitreuse supprimée.
5	0,83	6.775	1.172			9.025	1.562			Déduction théorique basée sur ce que la p. m. vitreuse n'a pas d'influence appréciable.
	0,83	7.057			8.502	9.430			11 361	
7	0,15	790	632							
	0,15	723			4.820	1.532			10.213	Déduction théorique analogue à la précédente.

ure des muscles adducteurs de quelques Acéphales.

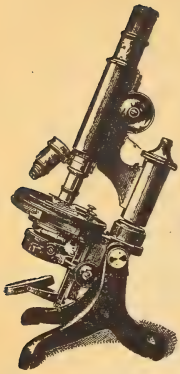
NOMS DES MOLLUSQUES	Nombre d'individus examinés	Diamètre dorso-ventral (en millimètres)	Poids brut en grammes amenant un écartement du bord des valves de 1 ou 2 millim.	Poids brut en grammes amenant un écartement très accentué	Poids brut en grammes amenant la rupture des muscles adducteurs	Rapport des bras de levier de la résistance et de la puissance : ensemble des parties des m. add.	Rapport : partie vitreuse	Rapport : partie nacrée	Poids de la valve inférieure	Résistance élastique du ligament (en grammes) évaluée au niveau du point d'application de la puissance.	Surface de section des muscles adducteurs (en cent. carrés) : partie vitreuse	Surface de section des muscles adducteurs : partie nacrée	Force absolue des muscles adducteurs (en grammes) : totale	Force absolue : ensemble des deux parties	Force absolue par centimètre carré de surface de section : partie vitreuse	Force absolue par centimètre carré de surface de section : partie nacrée	Résistance à la rupture des muscles adducteurs (en grammes) : totale	Résistance : ensemble des deux parties	Résistance par centimètre carré de surface de section : partie vitreuse	Résistance par centimètre carré de surface de section : partie nacrée	OBSERVATIONS
Anodonta Cygnea	3	48	770	1 500	2 210	43/15			8	150	0,50	0,30	2 365	2 956							Coquille brisée sans rupture des m. add. avec 2.210 gr.
—	2	48	310	610	1.120		43/16		8	150	0,50	»	991		1.982		3.863		7.726		p. m. nacrée supprimée.
		48	460	890	?			43/14	8	150	»	0,30	1.571			5.237					déduction théorique des données précédentes.
Unio tumidus	2	34	1.420	1.970	2.610	31/18			6	225	0,64	0,23	2.676	3.076			4.501	5.173			
Ostrea edulis (de Marennes)	5	85	6.020	6.920	7.935	41/36			50	350	0,70	0,58	7.258	5.668			9.088	7.100			
—	2	85	0	270	915		45/38		50	320	0,72	»	370		514		1.134		1.576		p. m. nacrée supprimée.
—	3	84	4.416	4.978	5.672			62/37	50	310	»	0,55	6.558			11.992	8.022			14.585	p. m. vitreuse supprimée.
Gryphea angulata (d'Arcachon)	3	120	3.806	4.710	5.360	87/47			60	250	0,64	0,49	7.522	6.056			9.981	8.832			
—	3	98	0	230	810		45/41		58	230	0,65	»	288		443		947		1.456		p. m. nacrée supprimée.
—	3	95	3.515	4.285	4.850			61/43	55	230	»	0,45	5.271			11.713	6.880			15.411	p. m. vitreuse supprimée.
Arcula Tarentina (d'Arcachon)	1	60	2 050	3.050	4 000	37/19			40	310	0,65	0,32	4.342	4.476			7.630	8.072			
		60	1.740					37/19	40	310	»	0,32	3.388			10.587					Calcul théorique rapporté à la p. nacrée.
Tapes decussatus (de Marseille)	3	37	2.525	3.475	3.965	35/13			10	868	0,85	0,40	7.676	6.140			10.685	8.548			
		37	0						10	868	0,85	»	878		1.033						déduction théorique des données précédentes.
		37	1.657					36/14	10	868	»	0,40	5.020			12.550					
Venus verrucosa (de Marseille)	3	37	4.385	4.885	5.385	33/13			9	335	0,60	0,30	11.475	12.750			13.678	15.198			
		37	0						9	335	0,60	»	344		573						Déduction théorique des données précédentes.
		37	4.050					33/14	9	335	»	0,30	10.624			35.413					
Donax trunculus (d'Arcachon)	2	26	400	700	800	26/10			5	182	0,18	0,08	1.227	4.710			2.085	8.019			
Donax exoleta (de St.-Vaast-la-Hougue)	2	30	2 675	2 750	3.075	33/14			8	810	0,57	0,15	6.887	9.565			7 250	10 077			
Isocardia cor (d'Arcachon)	1	80	4.230			60/28			45	464	0,52	0,36	9.573	10.878							Valve inférieure brisée.
Cardium edule (de Boulogne)	5	28	605	800	858	24/8			3	25	0,20	0,06	1.843	5.265			2.677	7.334			
—	3	28	115	210	240		24/8		3	25	0,30	»	373		1.243		723		2.410		p. m. nacrée supprimée.
		28	490	590	618			24/8	3	25	»	0,06	1.498			24.966	1.857			30 050	déduction théorique.
Mactra glauca (d'Arcachon)	4	60	2.330			56/20			15	1.064	1,45	0,16	7.603	4.722							Les valves se brisent.
Solen vagina (d'Arcachon)	2	18	100	250	500	18/1			3	960	0,48	»	1 563	1.226			1 006	6 262			Les m. add. sont complèt. vitreux l'add. post. seul complet.
Mytilus edulis (de Boulogne)	5	70	2.480	2.950	3.450	35/25			6	350	0,24	0,20	3.828	8.700			4.830	10.900			
	2	70	1.155	1.360	1.570		30/25		6	325	0,27	»	1 753		6 492		1 889		7 000		p. m. [illegible] supprimée.
—	2	70	1.265	1.420	1.685			33/22	6	350	»	0,20	2.253			11.265	2.533			12.665	p. m. vitreuse supprimée.
Pecten maximus (d'Arcachon)	1	105	3.100	3.950	4.450	92/46			125	450	4,85	0,83	6.776	1.172			9.025	1.562			Déduction théorique basée sur ce que la p. m. vitreuse n'a pas d'influence appréciable.
		105	3.100	3.950	4.450			92/44	125	450	»	0,83	7.057			8.502	9.430			11 361	
Pecten varius (d'Arcachon)	3	46	350	700	800	42/20			5	50	0,87	0,15	790	632							
		46	350	700	800			42/22	5	50	»	0,15	723			4.820	1.532			10.213	Déduction théorique analogue à la précédente.

Tableau de la force absolue et de la résistance à la rupture des muscles adducteurs de quelques Acéphales.

On peut se procurer à la librairie REINWALD, 61, rue des Saints-Pères, Paris-VIe, les mémoires isolés à partir du tome I de la 4e série jusqu'au tome VII. Ceux parus dans les tomes VIII et suivants sont mis en vente à la librairie A. SCHULZ, 3, place de la Sorbonne, Paris-Ve. Voici le prix pour ceux parus dans les tomes I, II et III :

	PRIX fr.	c.
P. BOUIN et P. ANCEL. — Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. 87 p., 4 fig., 3 pl. doubles dont deux en couleurs (1903)...	9	»
P. BOUIN. — Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*. 34 p., 2 pl. dont une double (1905).....	4	50
P. BOUIN et P. ANCEL. — La glande interstitielle du testicule chez le Cheval. 44 p., 1 pl. simple en couleurs et 2 doubles en couleurs (1905).....	7	»
L. BOUTAN. — Les perles fines Leur origine réelle. 44 p., 7 fig., 1 pl. double (1904).	4	50
L. BRASIL. — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. 165 p., 24 fig., 5 pl. dont deux en couleurs (1904).....	12	»
L. BRASIL. — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. 22 p., 2 fig., 1 pl. simple (1905).....	2	»
E. BUGNION et N. POPOFF — La spermatogénèse du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm.). 51 p., 4 pl. doubles (1905).....	10	»
G. CHICHKOFF. — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy 9 pl., 1 pl. (1903).....	1	25
L. CUÉNOT. — L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes. 15 p., 1 pl. double en couleurs (1905).....	2	50
Y. DELAGE. — Sur les mouvements de torsion de l'œil. 36 p., 1 fig., 5 pl. doubles (1903).....	6	50
Y DELAGE. — Élevage des larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*. 16 p., 12 fig., 1 pl. et : La parthénogenèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. 4 p. (1904).....	3	»
A. DRZEWINA. — Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. 194 p., 9 fig., 1 pl. double en couleurs (1905).....	9	50
L. FAUROT. — Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies. 42 p., 14 fig., 4 pl. (1903).....	6	50
J. GAUTRELET. — Les pigments respiratoires et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur. 143 p. (1903).....	4	50
F. GUITEL. — Descriptions comparatives des *Lepadogaster bimaculatus* Pennant et *microcephalus* Brook. 138 p., 11 fig., 1 pl. en couleurs (1904)...	8	»
P. HALLEZ. — Observations sur le parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez *Bougainvillia*. 12 p., 1 pl. (1905).....	1	50
A. de KOROTNEFF. — Résultat d'une expédition zoologique au lac Baïkal pendant l'été de 1902. 26 p., 12 fig., 1 c. (1904).....	3	»
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites, avec la description des Diplopodes par H. W. BRÖLEMANN. 53 p., 24 fig. (1904).....	5	50
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Notes sur les Infusoires endoparasites. — I. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq parasite d'*Audouinia tentaculata*. — II. *Opalina saturnalis* Léger et Duboscq parasite de *Box boops* L. 20 p., 3 fig., 1 pl. (1904).....	2	50
P. MARCHAL. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. 80 p., 5 pl. doubles dont 4 en couleurs (1904).....	12	50
P. MITROPHANOW. — Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies. 27 p., 39 fig. (1903).....	5	»
S. MOTZ-KOSSOWSKA. — Contributions à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. — I. Hydraires gymnoblastiques. 60 p., 13 fig., 1 pl. double (1905).....	5	50
D.-N. VOINOV. — La spermatogénèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. 99 p., 6 fig., 5 pl. (1903).....	9	»

Pour les volumes suivants les prix des mémoires sont indiqués sur la couverture.



MICROGRAPHIE - BACTERIOLOGIE

E. COGIT & Cie

36, Boulevard Saint-Michel, Paris

CONSTRUCTEURS D'INSTRUMENTS ET D'APPAREILS POUR LES SCIENCES

Ateliers et Magasins d'expédition : 25, rue Denfert-Rochereau

Dépôt pour la France des Microscopes E. Leitz

Microtomes MINOT et Microtomes de toutes marques. — *Produits chimiques et colorants spéciaux pour la Micrographie et la Bactériologie.* — Dépôt des Produits de GRUBLER et Cie, de Leipzig. — Etuves à culture, Autoclaves, Installations complètes de Laboratoires, Milieux de cultures stérilisés. — Nouveaux appareils LATAPIE pour la séparation du Sérum du sang.

Nouvel appareil microphotographique COGIT

Téléphone 812-20

Impressions Artistiques

PHOTOTYPIE

J. BIENAIMÉ

REIMS

Illustration d'Ouvrages d'Art et de Science

Diplômes — Catalogues — Programmes

CARTES POSTALES

FONTENAY-AUX-ROSES (SEINE) — IMP. L. BELLENAND

XLIIe VOLUME N° 7 NOVEMBRE 1909

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

CINQUIÈME SÉRIE

Tome II ✻ Numéro 7

et dernier du Tome second

R. DUBOIS. — Recherches sur la pourpre et sur quelques autres pigments animaux

---

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Prix : 4 fr. 50 cent.
Paru le 25 Novembre 1909

Smithsonian
JAN 11 1910

Les mémoires publiés dans les *Archives* paraissent isolément ; le volume sera donc composé d'un nombre variable de fascicules.

ARCHIVES
de
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale,** fondées en 1872 par Henri de Lacaze-Duthiers, comptent actuellement 42 volumes publiés qui sont en vente au prix de **50** francs le volume cartonné.

Le prix de l'abonnement pour un volume à partir de la 5e série est de :

50 francs pour Paris — **52** francs pour les départements et l'étranger.

Chaque volume comprend au moins 40 feuilles de texte illustrées de nombreuses figures et accompagnées de planches hors texte en noir et en couleurs. Il se compose d'un nombre variable de fascicules, plus quelques feuilles de **Notes et Revue.**

Les **Archives de Zoologie expérimentale et générale** forment, en réalité, deux recueils distincts dont les buts sont différents :

I. — Les **Archives** proprement dites sont destinées à la publication des mémoires définitifs étendus et pourvus le plus souvent de planches hors texte. Les volumes paraissent par fascicules, chaque fascicule ne comprenant le plus souvent qu'un seul mémoire.

II. — Les **Notes et Revue** publient de courts travaux zoologiques, des communications préliminaires et des mises au point de questions d'histoire naturelle ou de sciences connexes pouvant intéresser les zoologistes. Cette partie de la publication ne comporte pas de planches mais toutes les sortes de figures pouvant être imprimées dans le texte. Elle paraît par feuilles isolées, sans périodicité fixe, ce qui permet l'impression immédiate des travaux qui lui sont destinés.

L'apparition rapide, l'admission des figures et le fait que les notes peuvent avoir une longueur quelconque, font que cette partie des **Archives** *comble une lacune certaine parmi les publications consacrées à la Zoologie.*

Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirages à part de leurs travaux (brochés sous couverture spéciale avec titre, s'il s'agit de mémoires parus dans les **Archives** proprement dites). Ils peuvent en outre s'en procurer un nombre plus considérable à leur frais, d'après le tarif suivant :

	1/4 de feuille	1/2 feuille	1 feuille
Les 50 exemplaires.....	**5** fr.	**7** fr. **50**	**10** fr.
Couverture avec titre, en sus.....	**5** fr.	**5** fr.	**5** fr.

A ce prix il faut ajouter le prix des planches, quand il y a lieu. Ce prix varie trop pour qu'on puisse fixer un tarif d'avance. A titre d'indication, on peut prendre les chiffres approximatifs suivant comme moyenne pour 50 exemplaires d'une planche simple :

Planche en photocollographie ou lithographie, tirage en une seule teinte. **10** fr.
Planche gravée sur cuivre ou lithographie en plusieurs teintes..... **20** fr.

Les travaux destinés à servir de thèses de doctorat sont reçus aux mêmes conditions que les travaux ordinaires.

Les auteurs s'engagent à ne pas mettre leurs tirés à part dans le commerce.

Les articles publiés dans les **Notes et Revue** peuvent être rédigés en **français,** en **allemand,** en **anglais,** ou en **italien ;** ils sont rémunérés à raison de **10** centimes la ligne. *Pour faciliter l'impression correcte des notes en langues étrangères, il est recommandé d'envoyer à la place du manuscrit une copie à la machine à écrire.*

Les travaux destinés aux **Archives de Zoologie expérimentale** et aux **Notes et Revue** doivent être envoyés à l'un des Directeurs :

M. G. Pruvot, Laboratoire d'anatomie comparée, Sorbonne, Paris-ve ;
M. E. G. Racovitza, 112, boulevard Raspail, Paris-vie.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
5e Série, Tome II, p. 471 à 590.
25 Novembre 1909

RECHERCHES SUR LA POURPRE ET SUR QUELQUES AUTRES PIGMENTS ANIMAUX

PAR

RAPHAEL DUBOIS

Professeur de physiologie générale et comparée à l'Université de Lyon.
Directeur du Laboratoire maritime de Tamaris-s-Mer.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 471
A. — Recherches et remarques sur la pourpre et sur certains pigments rouges 473
I. Documents historiques sur la pourpre 473
II. Sur l'anatomie et l'histologie de l'organe de la pourpre 477
III. Remarques sur certaines propriétés physiques du pigment pourpre 484
IV. Sur les propriétés chimiques du pigment pourpre 487
V. Propigments ou chromogènes de la pourpre 495
VI. Prochromogènes de la pourpre. — Purpurase et purpurines. — Formation zymasique des propigments 499
VII. Recherches sur l'action de la lumière dans la production de la pourpre, teinture, purpuro-photographies 512
VIII. Fonction et fonctionnement de la glande purpurigène.— Le venin de la pourpre 519
IX. Sur le pigment rouge d'Astérias rubens 530
X. Sur le pigment rouge (hémoglobine) de Naïs et de quelques autres organismes 533
B. — Recherches sur les pigments colorants naturels des soies 541
I. Pigments jaunes 541
II. Pigments verts 553
C. — Pigments bleus et isochromatisme pigmentaire 562
D. — Recherches sur quelques pigments noirs et sur leur mode de formation 564
E. — Pigments fluorescents 572
F. — Considérations et conclusions générales 589

INTRODUCTION

Les recherches sur les *pigments animaux* ont été l'objet d'un nombre considérable de publications.

Dans un ouvrage récent (1), on ne trouve pas moins de 632 indications bibliographiques et encore cette imposante bibliographie n'est-elle pas complète. Elle atteindrait un chiffre véritablement énorme, si l'on y ajoutait la bibliographie de tous les *pigments végétaux*. Malgré ce luxe de documents, il existe encore dans ce vaste domaine, qui intéresse à la fois anatomistes, physiologistes, médecins, chimistes et physiciens, de nombreuses et profondes lacunes. Nous croyons avoir contribué à en combler quelques-unes et nous avons été heureusement conduit par nos recherches sur la pourpre à découvrir un procédé nouveau de formation intime des pigments animaux, dont d'autres exemples ont été trouvés depuis et qui doit être très général. Antérieurement, on ne savait que très peu de chose sur l'origine de ces pigments animaux qui forment, pour ainsi dire, le passage entre les colloïdes vivants et les cristalloïdes morts. Nos recherches sur la *purpurase* ont montré que chez les animaux, comme chez les végétaux, les pigments peuvent résulter de l'action de zymases ou ferments *dits* solubles sur des *prochromogènes*.

Elles ont porté principalement sur la pourpre des Murex, sur les substances colorantes naturelles des soies et sur les pigments fluorescents de certains invertébrés (insectes, vers marins et échinodermes).

Beaucoup de ces documents, dont quelques-uns sont déjà anciens, étaient dispersés dans un grand nombre de notes et mémoires. Nous les avons réunis et coordonnés, soit en les complétant par des recherches récentes, soit en les rapprochant de faits découverts par d'autres chercheurs. C'est ainsi que dans notre étude sur la Pourpre nous avons eu l'occasion de rappeler, non seulement les beaux travaux de de Lacaze-Duthiers, mais encore et surtout les ingénieuses recherches et les importantes découvertes de M. Augustin Letellier, bien que ces documents aient été, en grande partie, publiés *in-extenso*

(1) *Contribution à l'étude des pigments par* R. Horand, *Rev. éd., Lyon*, 1909.

dans les *Archives de Zoologie expérimentale et générale.* Toutes les fois que les observations ou les expériences des auteurs pouvaient être rattachées aux nôtres, nous l'avons fait pour donner plus d'homogénéité au sujet. Toutefois nous n'avons pas la prétention de présenter une monographie complète ni de la Pourpre, ni des autres pigments étudiés. En ce qui concerne la Pourpre, on trouvera dans le magnifique ouvrage *Zur Purpurkunde* que M. Dedekind, le savant conservateur du musée impérial de Vienne vient de faire paraître (n° 1), tous les documents pouvant être utiles aux investigateurs de cette région de la Science que l'auteur n'a pas craint de désigner sous le nom de « pourprologie » en raison de son étendue dans le temps et dans l'espace.

Pour les autres pigments étudiés par nous, il n'existait que très peu, ou même point du tout de bibliographie, au moment où nous commencions nos recherches, particulièrement en ce qui concerne les pigments colorants naturels des soies et surtout les pigments fluorescents.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES SUR LA POURPRE ET SUR CERTAINS PIGMENTS ROUGES

I. — Documents historiques : la Pourpre à Toulon.

Les recherches originales consignées dans ce travail ont été faites au laboratoire maritime de physiologie de l'Université de Lyon, que j'ai fondé à Tamaris-sur-Mer dans la rade de Toulon, où la faune et la flore sont encore aujourd'hui très riches et très variées, en dépit du défaut à peu près complet de moyens de protection contre la dépopulation des eaux.

Parmi les animaux à coquille, nombreux dans ces parages, deux espèces de Murex s'y rencontrent en assez grande abondance : ce sont le *Murex brandaris* (rocher droite épine) désigné par les pêcheurs sous le nom de « biou cavellan » et le *Murex*

trunculus (rocher fascié épineux) appelé en patois « biou viouret ou violet. »

On en rencontre d'autres espèces plus rares : *Murex erinaceus* et sa variété *Hanleyi*, *M. Siaberti*, *M. distinctus*, *M. Blainvillii*, etc., mais ces derniers ne présentent pas le même intérêt que les premiers au point de vue qui nous occupe.

Les *Murex brandaris* et *trunculus* ne sont plus aujourd'hui que des Mollusques comestibles destinés à l'ailloli, mets populaire des Provençaux de la côte. Mais tous les deux ont un passé historique, et, si l'on peut dire, glorieux, car pendant des siècles, ils ont fourni la pourpre que seuls pouvaient porter les empereurs romains et les hauts dignitaires. Cet honneur, moins hélas ! les nombreuses prérogatives qui devaient y être attachées, est réservé aujourd'hui, en France, aux professeurs de Faculté des sciences, dont la robe d'apparat a la teinte de la pourpre antique, au moins de celle qui était la plus répandue, car il en existait plusieurs nuances.

D'après Remy Vidal, auteur de la «Fabrication de la pourpre romaine à Toulon» (n° 4) le *Murex brandaris* fournissait la pourpre « rutilante » ou « tyrienne » et se pêchait surtout à Tyr : le *murex trunculus* donnait la pourpre « améthiste » ainsi appelée à cause de ses reflets violacés. Cette dernière se préparait à Sidon. Ceci semble indiquer que les deux espèces de Murex ne vivaient pas côte à côte, comme à Toulon. Le *Purpura hœmastoma* était également employé au même usage dans d'autres localités méditerranéennes, ainsi qu'il résulte des fouilles faites dans l'emplacement de Troie, d'après Schliemann. Ce gastéropode se trouve aussi dans la région de Toulon, en dehors de la rade, principalement du côté des îles d'Or (îles d'Hyères), mais il est rare et n'a pas dû être un concurrent des *murex trunculus et brandaris* dans la région : les pourpres fournies par ces mollusques se ressemblent beaucoup. En effet, d'après Lacaze-Duthiers (n° 8), la pourpre du *purpura hœmastoma* ou « *pourpre à bouche de sang* » est violet sombre, plus voisin du rouge que du bleu. Elle serait intermédiaire, par consé-

quent, entre la pourpre du trunculus et celle du brandaris.

L'abondance du M. brandaris et du M. trunculus, qui devait être beaucoup plus grande à l'époque romaine où la pêche était certainement moins intensive et peut-être plus sagement pratiquée qu'aujourd'hui, suffit d'après Teissier (n° 3) et J. Mangin (n° 5) à expliquer la fondation de Toulon qui compte aujourd'hui plus de cent mille habitants (1).

Cette cité, devenue aujourd'hui notre grand port de guerre de la Méditerranée, aurait été au début une teinturerie romaine fondée par Telo Martius qui donna son nom à la localité. La notice des dignités de l'empire romain (noticea dignitatum imperii romani) dressé au commencement du règne d'Honorarius, vers l'an 402 et publiée peu de temps après 408-409 (n° 4) nous apprend, en effet, qu'il y avait à Telo Martius une teinturerie impériale de pourpre administrée par un haut fonctionnaire désigné sous le nom de *procurator baphii telonensis*.

Au ve siècle, la teinturerie impériale de Telo Martius était déjà vieille de plusieurs centaines d'années, elle était connue de tous les navigateurs de la Méditerranée et la beauté, aussi bien que la variété de ses produits, lui avaient fait une réputation universelle. D'après les historiens régionaux et en particulier d'après Remy Vidal, on ne sait pas au juste où existait cette teinturerie romaine, car on n'a pas encore retrouvé dans la région, comme à Tyr, à Salamine, à Troie, dans les Cyclades et sur les côtes de la Grèce, à Aquilée au fond de l'Adriatique, dans la Morée, les amas de coquilles résultant de l'exploitation manufacturière, faciles à reconnaître à la façon dont elles ont été cassées pour extraire l'organe de la pourpre. On suppose, mais, sans preuves certaines, qu'elle était située dans la partie de Castigneau, qui avoisine l'ancienne boulangerie de la Marine : les découvertes faites à différentes époques dans les terres du vieux quartier d'Entrevignes paraissent confirmer

(1) Pour l'histoire générale de la pourpre, consulter principalement les ouvrages de Dedekind et des frères Antonio et Giovani de Negri.

cette opinion (Vidal). On y a retrouvé en particulier des chaudières en plomb, comme celles dont se servaient autrefois les teinturiers. La configuration de la localité a dû changer beaucoup depuis l'époque romaine : peut-être l'emplacement en question est-il aujourd'hui recouvert par la mer ; il devait se trouver auprès d'un cours d'eau, probablement le long du torrent de Dardennes, près de la source Saint-Antoine. Des recherches pourraient être faites également du côté du Revest, de Tourris (vieille Valette), Ollioules, au quartier Lauron, sur le flanc du Caoumi, près de la source de Faux dans la montagne du Revest. En raison de l'absence des débris de coquillages à pourpre, accompagnant toujours en bancs, parfois énormes, la fabrication de la pourpre, on pourrait se demander si la teinturerie romaine n'employait pas autre chose que les Murex, ce qui est pourtant peu probable.

Rémy Vidal, suppose que les Romains n'employaient pas seulement le Murex trunculus et brandaris pour la fabrication de la teinture, il fait remarquer que le Chêne Kermès croit en abondance aux environs de Toulon (1) : « avec les Murex, les « Pourpres (Purpura) et les Aplysies que leur fournissait la « mer, les Romains trouvèrent encore sur nos montagnes le Ker- « mès dont ils se servaient pour la teinture des étoffes gros- « sières ou d'un usage fréquent, telles que ces toiles immenses « appelées *vêlum*, dont ils recouvraient les cirques et les « théâtres, pour garantir des rayons du soleil, le peuple en- « tassé sur les gradins, les voiles des trirèmes de l'empire, « les manteaux des centurions, etc. »

Depuis l'empire Romain jusqu'à l'introduction de la cochenille, le *Kermès* aurait été un des revenus de la commune de Toulon, qui affermait encore la cueillette des œufs de cet insecte au XVe siècle sous le nom de *Vermilière*.

Rémy Vidal prétend même que dans la préparation de la *pourpre impériale*, il n'entrait que des substances végétales

(1) *Remarque.* — Cette vue a été confirmée par les recherches d'Alexander Dedekind. Cet auteur a établi la distinction entre les étoffes de pourpre pure et les autres également en usage dans 'antiquité (n° 6).

tirées de la garance et que la recette a été conservée à Constantinople sous le nom de *Rouge turc*. Cette teinture servant à teindre les vêtements des empereurs aurait été composée d'alizarine et de purpurine. Le Murex et le Kermès n'y auraient joué aucun rôle.

Il est bien probable que les Romains utilisaient ainsi que les Tyriens, plusieurs espèces de matières tinctoriales, aussi bien à Toulon qu'ailleurs, mais s'ils n'avaient pas eu besoin de Murex, exceptionnellement abondants sur ce point de la côte, on ne s'expliquerait guère pourquoi ils y auraient établi une grande teinturerie impériale de Pourpre.

Pourtant il est bien singulier que l'on n'ait pu encore retrouver à Toulon jusqu'à présent les bancs parfois énormes de coquilles, brisées d'une certaine façon par les teinturiers de l'antiquité, et qui caractérisent si nettement l'emplacement des anciennes cités manufacturières de la pourpre. Ces bancs sont peut-être recouverts par la mer à moins que l'on ne suppose que les Romains immergeaient ces détritus ou bien calcinaient les coquilles pour en faire de la chaux, comme cela se pratique aux Antilles, dans les terres basses de la Guadeloupe avec celles des *Pteroceras* et des *Strombus gigas* et comme l'ont fait, plus récemment, nos soldats avec les coquillages qui abondent dans les eaux douces de l'Afrique centrale.

II. — Recherches et remarques sur l'anatomie et sur l'histologie de la glande à Pourpre.

En 1645, Cole a donné une bonne description de la glande à pourpre de *Purpura lapillus*. L'étude de l'anatomie et de la structure de cet organe a été continuée par de Lacaze-Duthiers (nº 8), E. Bernard (nº 9), A. Letellier (nº 10). Ces recherches ont porté sur *Purpura lapillus ;* mais nous nous sommes assuré que ce qui a été dit de l'organe à pourpre de ce mollusque s'applique également à ceux des Murex, à peu de chose près.

De Lacaze-Duthiers a montré que ce n'est ni une veine, comme le pensait Pline, ni l'organe de Bojanus, mais il a eu le tort de dire que ce n'est pas une glande proprement dite, parce qu'elle ne possède pas de canal excréteur, ce qui est contraire à la conception que l'on a aujourd'hui d'une glande : il y a aussi une autre raison physiologique sur laquelle nous insisterons plus loin.

Chez les Murex, comme chez *Purpura lapillus*, on aperçoit facilement la bandelette glandulaire de la Pourpre, qui n'est autre chose que la glande hypobranchiale des auteurs, quand on place l'animal sur son pied et la tête en haut. Son aspect est celui d'une bande blanc jaunâtre, large de 4 à 5 mm. et longue environ de deux centimètres. On ne peut l'apercevoir sans briser la coquille. Pour se rendre bien compte de sa situation et de ses rapports, on devra fendre le manteau sur le côté gauche jusqu'au cœur et rejeter latéralement la partie ainsi détachée, on y verra alors, en allant de droite à gauche :

1° La branchie rudimentaire ;

2° La branchie ;

3° La bandelette à pourpre ;

4° Une ligne noire qui longe toute la partie supérieure de la bandelette et qui est la portion visible de la glande anale ;

5° L'anus, au point où se termine la glande anale ;

6° Enfin, la papille génitale, si l'animal est une femelle, car *Purpura lapillus* est dioïque.

La surface de la bandelette est lisse, mais après la rupture de la coquille, elle paraît plissée par des sillons transversaux qui sont dus à l'excitation des fibres musculaires du manteau ou plutôt des éléments contractiles qui font partie intégrante de la constitution de la glande, comme nous le verrons bientôt. Ces fibres sont à la fois les homologues et les analogues de celles que nous avons signalées dans les glandes photogènes de la *Pholade dactyle* (n° 31).

D'après Letellier, la bandelette est formée de deux parties séparées l'une de l'autre par une ligne oblique très étroite,

dépourvue de cellules sécrétantes. La première partie, la seule qui sécréterait « la pourpre » selon A. Letellier, commencerait un peu en avant de l'extrémité du rectum, longerait la glande anale, dont elle recouvrirait partiellement les acinus, pour se terminer précisément là où commence cette même glande anale. La seconde, *uniquement muqueuse*, ferait suite à la première ; son extrémité est à l'angle interne droit de la cavité branchiale.

La couleur de la bandelette est blanchâtre ou légèrement jaune, mais elle n'est pas uniforme, l'extrémité inférieure de la bandelle est généralement d'une couleur plus foncée que celle qui se termine presqu'au bord du manteau. Ces différences de teinte correspondraient, d'après Letellier, aux différenciations physiologiques indiquées plus haut.

La couleur de la bandelette est variable d'un animal à l'autre. Les pourpres dont la coquille est blanche l'ont, en général, plus blanche que les animaux dont la coquille est fortement teintée. Les influences locales ont aussi une action inexpliquée. La coloration est plus foncée quand l'animal souffre : la bande peut devenir d'un beau jaune pourpre et les tissus sont même souvent infiltrés par une substance rouge-vineux. La saison a une influence : la teinte se fonce au moment de la ponte (Letellier).

Avec un grossissement de 20 à 30 diamètres, on observe, à la surface, des mamelons hémisphériques, qui sont la partie externe des cellules sécrétantes. Ces cellules sont garnies de cils vibratils se mouvant en crochet, qui sont destinés à chasser les corps étrangers et à évaquer les produits de secrétion. Cette action est aidée par les contractions des fibres musculaires du manteau (Letellier). On verra plus loin que d'autres éléments contractiles interviennent plus directement.

Sur les coupes de l'organe purpurique A. Letellier distingue :

A. — Dans la partie sécrétante et de dehors en dedans :

1° Un épithélium prismatique superficiel, en contact avec la coquille, avec cellules épithéliales sphériques disséminées (n° 10, pl. XXI, fig. 1, b).

2° Une trame de fibres musculaires (n° 10, pl. XXI, fig. 1, *c*) entrecroisées, dont quelques-unes traversent obliquement l'épaisseur du manteau pour aller rejoindre le plan musculaire profond situé au-dessus des cellules à pourpre (n° 10, pl. XXI, fig. 1, *d* et *f*).

3° Entre les mailles formées par les fibres allant du plan musculaire superficiel au plan plus profond, des cellules conjonctives volumineuses (n° 10, pl. XXI, fig. 1, *e*) ; on trouve parfois dans ces cellules des granulations qui se colorent en violet et qui se réunissent souvent en amas quand, par l'exposition à la lumière et l'infiltration, la pourpre a pénétré les tissus.

4° Une couche musculaire profonde à fibres entrecroisées permettant toutes les contractions longitudinales ou latérales du manteau ; Letellier décrit aussi des cellules dans les tubes de la glande anale, qui, par la nature de leur contenu, joueraient un rôle (?) dans la production de la pourpre (n° 10, p. 373).

5° Les cellules qui « sécrètent la pourpre ».

Celles-ci sont de dimensions différentes suivant qu'on les observe sur les bords ou au centre de la bandelette parce que cette dernière est plus épaisse en son milieu. En ce point, elles ont jusqu'à deux dixièmes de millimètre de longueur. A leur terminaison superficielle, la plus large, elles ont en moyenne 2 à 3 centièmes de millimètre de diamètre. Leur surface est munie de longs cils vibratiles. Le noyau, de forme lenticulaire, est placé au fond de la cellule près de son point d'insertion. Le contenu des cellules est blanc jaunâtre, *très granuleux*. Certaines cellules à l'état frais ont leur surface bombée.

Ces caractères sont les mêmes que ceux que nous avons décrits pour les cellules des glandes photogènes de la Pholade dactyle (n° 31, pl. XV, fig. 9, 14 et 24).

Pourtant, F. Bernard (9) a donné une description un peu différente, qui me paraît encore plus en rapport avec la réalité. Cet auteur admet que :

1° Il n'y a qu'une seule couche de cellules épithéliales ;

2° Ces cellules sont de trois sortes et ne présentent aucune transition, ce sont : *a*, les cellules neuro-épithéliales ; *b*, les cellules ciliées à plateau et à filet d'attache très grêle ; *c* les cellules mucipares ;

3° Ces dernières ne sont jamais ciliées et contiennent du mucus distinct du protoplasme et du noyau ; elles ne tombent pas normalement, mais elles s'ouvrent et laissent échapper graduellement une partie du contenu.

Bernard considère cet organe comme ayant à la fois une fonction sensorielle et une fonction glandulaire sécrétante, à cause des cellules neuro-épithéliales, mais la fonction sécrétante serait prépondérante.

De Lacaze-Duthiers avait bien vu qu'il y avait dans l'organe deux espèces de cellules, mais il croyait que cela tient à ce qu'il y en a de jeunes et de vieilles ; il parle bien également de « cellules effilées», malheureusement, il n'a pas reconnu leur nature neuro-épithéliale, ou plus exactement myo-épithéliale.

Letellier trouve dans la zone qu'il considère comme mucipare la même structure que dans la zone purpurique, soit, de dehors en dedans : 1° la couche épidermique superficielle ; 2° le plancher musculaire sous-jacent ; 3° la couche des cellules conjonctives volumineuses déjà étudiées ; 4° le plancher musculaire inférieur ; 5° l'épithélium glandulaire formant voûte au sac branchial. Les cellules de cette dernière présenteraient à peu près les mêmes caractères que les autres.

En manière de conclusions (n° 11, p. 379), Letellier dit : « En résumé, si l'on ne tient pas compte de la composition un peu différente du noyau, rien ne distingue entre elles les deux parties de la bandelette du *Purpura lapillus :* l'aspect est le même et si la couleur est un peu plus pâle à une extrémité qu'à l'autre, les dimensions des cellules, leur surface libre, leur contenu apparent semble à peu près identique. L'action de la lumière permet seule d'établir entre les deux parties de l'épithélium sécrétant une distinction certaine et d'affirmer que leur rôle physiologique est différent : l'une produit de la

pourpre et du mucus, l'autre ne sécrète que cette dernière substance. »

Bien que de Lacaze-Duthiers ne considère pas l'organe purpurigène comme une glande, il a remarqué qu'à la loupe, la bandelette paraît « piquetée » de points plus blancs, plus jaunâtres, quelquefois un peu grisâtres : il s'agit bien cependant d'une véritable sécrétion, dont Bernard a exactement précisé la nature en disant que le mucus des cellules glandulaires est le produit de l'activité du protoplasme lui-même : il s'échappe de la cellule par une ouverture de celle-ci. Le protoplasme et le noyau restent en place pendant un temps plus ou moins long et l'enveloppe reste attachée à la membrane basilaire. Il s'agit bien, en réalité, d'une sécrétion mérocrine.

Nos recherches personnelles nous ont conduit aux mêmes conclusions, à peu près, que ces divers auteurs, mais ce qui a échappé à Letellier c'est le caractère myo-épithélial (neuro-épithélial suivant Bernard) de l'épithélium sécréteur et l'existence d'éléments irritables non sécréteurs.

Dans l'organe purpurique, on trouve : 1° des éléments fondamentaux sécréteurs purpurigènes, comme on le verra à propos de la physiologie de la glande à pourpre. Ces éléments sont des cellules myo-épithéliales caliciformes et ciliées à sécrétion mérocrine ; 2° des cellules myo-épithéliales non sécrétantes, de nature sensorielle ; 3° des cellules sécrétrices de mucus présentant les plus grandes analogies morphologiques avec les cellules purpurigènes ; 4° des éléments migrateurs conjonctifs.

Si l'on veut bien se reporter à la description que j'ai donnée des organes photogènes de la Pholade dactyle (n° 31) et de leur structure intime, on demeure convaincu qu'il s'agit d'organes homologues et qu'en outre, au point de vue physiologique, il existe de grandes analogies. Mais tandis que la sécrétion des organes purpurigènes de Purpura lapillus et de Murex brandaris absorbe pour donner la pourpre des radiations lumineuses, la sécrétion des organes photogènes de la Pholade dactyle,

au contraire, émet de la lumière. J'insisterai davantage sur les analogies entre l'organe photogène de la Pholade et l'organe de la pourpre dans le chapitre consacré à la physologie de ce dernier. Avant d'abandonner le côté morphologique, il est un point fort important sur lequel je veux insister dès maintenant et qui a trait à la composition et aux caractères microscopiques de la sécrétion purpurique.

De Lacaze-Duthiers avait vu que la matière exsudée se compose de *petits grains* opaques liés entre eux par la mucosité. Le plus souvent, on voit au milieu de ces granulations des *vésicules* plus ou moins volumineuses, plus ou moins sphériques, analogues à celles qui sont libres.

Bernard indique également dans le mucus de *petites sphères* parfois irrégulières formées d'éléments de diverses grandeurs. Ces éléments sphériques étant les uns transparents, les autres granuleux. Ça et là, dans les *vésicules* opaques, on trouve des granulations plus fortes qui se colorent vivement par le vert de méthyle : « nous sommes donc autorisés dit Bernard (n° 9, p. 322) à considérer quelques-unes de ces vésicules comme de simples noyaux mis en liberté et non encore désagrégés ». Le contenu de la cellule à mucus est d'abord épais, granuleux à peu près partout, mais plus clair cependant vers la base, puis la région voisine de la périphérie est bien plus opaque que le reste divisé en *gouttelettes* irrégulières grossièrement polyédriques et dont la formation commence à se manifester un peu plus bas.

Letellier dit (n° 10, page 377) : « Quand une cellule mûre est pressée légèrement, le protoplasme qui s'échappe par sa surface forme, si la sortie est brusque, une masse à contours diffus ; mais, s'il sort avec lenteur, le contour cellulaire se sépare en *gouttelettes* souvent très nombreuses, qui prennent une forme sphéroïdale quand leur diamètre est plus grand que la distance qui sépare la lame de la lamelle. » Or, de Lacaze-Duthiers a remarqué que toutes les masses protoplasmiques n'ont point la même couleur. Tandis que le plus grand nombre d'entre elles sont jaune pâle ou vert chlore, certaines ont une teinte grisâ-

tre et renferment de très nombreux points colorés. Une même cellule laisse souvent échapper des *sphérules* diversement teintées ; mais les sphères grises sont produites plus spécialement par le protoplasme des cellules mûres. En tous cas, les unes et les autres se colorent en pourpre par l'action de la lumière ; les sphères jaunes prennent toutefois en général, une teinte plutôt carmin que bleue ou violette, coloration qui est celle des sphères primitivement grises. En sorte qu'il semble qu'il s'établit, dans la cellule même, une séparation des diverses matières qui fournissent la pourpre : on remarque du reste, que la partie supérieure des cellules en contact avec la surface libre renferme toujours un protoplasme plus foncé que celui qui occupe le fond et entoure le noyau.

Ces « sphérules » sont identiques aux éléments morphologiques constituants en dernière analyse le bioprotéon ou substance vivante. Ce sont des « *vacuolides* » (n° 34) dont j'ai, pour la première fois, constaté l'existence dans les organes lumineux des insectes (n° 32, pl. IX, fig. 7 et 8), puis dans ceux des mollusques (n° 31, pl. XV, fig. 26 et pl. XV, fig. IV), enfin dans tout bioprotéon actif.

C'est au sein de ces vacuolides, dont dérivent, comme je l'ai montré (n° 34), les leucites, que se forme les pigments, ainsi qu'on le verra en détail dans les chapitres consacrés à la physiologie de l'organe purpurigène (v. 33 et fig. 1).

Les granulations, dont parle de Lacaze-Duthiers, ne sont que des vacuolides qui n'ont pas encore acquis leur complet développement et ne possèdent pas leur vacuole centrale (v. n° 33, p. 450, fig. 192 et p. 451, fig. 193).

III. — Remarques sur certaines propriétés physiques du pigment pourpre.

Couleur. — La couleur est variable suivant l'espèce du mollusque qui la produit. Nous ne nous occuperons pas, dans

ce chapitre, des variations de teintes dues à des procédés particuliers de préparation industrielle ou autre, mais simplement de celles qui sont données par la sécrétion de la glande à pourpre spontanément, soit à la lumière, soit à l'obscurité. Rappelons toutefois que la coloration peut varier pour une même espèce d'après les localités, la nature de la nourriture, la saison, le climat, le jeûne et aussi pour des raisons encore indéterminées : cela était connu des anciens. *Murex trunculus* donne sans le concours de la lumière un pigment violet foncé très azuré. On a prétendu que la lumière exerçait une action photographique sur le mucus purpurigène de cette espèce, c'est une erreur, partagée cependant par de Lacaze-Duthiers. D'autres ont dit que la lumière active et avive la couleur de ce pigment. Les expériences de A. et G. de Negri sont contraires à cette opinion sur laquelle, j'aurai l'occasion de revenir à propos de l'action de la lumière sur la sécrétion, ou les produits de sécrétion des mollusques purpurigènes. *Murex brandaris*, d'après A. et G. de Negri donne un pigment violet rose très délicat, assez clair : je l'ai trouvé plutôt lie de vin, amaranthe.

Murex erinaceus produit une couleur violette tendant parfois au rouge, d'autrefois au bleu azuré, sans que l'on sache pourquoi.

Purpura hœmastoma, d'après de Lacaze-Duthiers, fournit une couleur rouge sang tirant sur le violet.

Celle de *Purpura lapillus*, d'après Letellier, est d'un beau violet rouge ; elle renvoie dans l'œil les rayons rouges, bleus et violets.

Analyse spectrocopique.

A. et G. de Negri ont donné, dans leur beau travail, des planches coloriées des différents spectres fournis par les matières colorantes des Mollusques comparées à d'autres substances colorantes comme l'indigotine, le violet d'Hoffmann, etc. Ils paraissent n'avoir étudié que le spectre de *Murex trunculus*. En solution chloroformique, *M. trunculus* donne une teinture présentant deux bandes seulement : une dans le jaune orange

de beaucoup la plus visible ; l'autre dans le jaune verdâtre beaucoup moins obscure et qui se distingue parfois difficilement. Le trait plus clair de la première naît de l'orangé et est voisin de la raie du sodium. La première seule persiste dans une solution encore très allongée.

Les deux bandes se voient facilement avec la solution éthérée, et, en général, avec toute solution dans laquelle la coloration tend au rouge. On ne voit que la première bande si on se sert d'une solution très azurée. Quelques gouttes d'acide chlorhydrique ne produisent aucune modification au spectre.

D'après Letellier, une solution chloroformique où la pourpre du *Purpura lapillus* a pris naissance par transformation à la lumière de la *chrolapilline*, absorbe les rayons bleus et surtout le violet. En résumé, son spectre d'absorption est formé d'une bande rouge, en contact par irradiations avec une large bande verte bordée de bleu. Entre les deux, on ne voit pas de jaune et pourtant il n'y a pas de bande d'absorption.

L'explication proposée par Letellier est que le jaune ne serait pas absorbé par la pourpre, mais que la région qu'il occupe se trouverait éclairée par irradiation du rouge et du vert.

D'après les mesures de Letellier, la pourpre en suspension dans le chloroforme arrête toutes les radiations autres que celles dont les longueurs d'onde sont comprises entre 720 et 613, 535 et 490 millionièmes de millimètre.

Letellier ajoute avec raison que le mode de préparation et le choix du dissolvant apporte des modifications dans les qualités du spectre et que ses recherches n'auront un réel intérêt que quand elles auront été reprises non pas sur l'ensemble des corps photogènes mais bien sur chacun d'eux en particulier.

Nous avons fait dans cette voie quelques expériences qui seront poursuivies et complétées ultérieurement (V. Action de la lumière sur la production de la pourpre, page 512).

IV. — Sur les propriétés chimiques du pigment pourpre.

Des recherches et des observations le plus anciennes, il résulte que le pigment ou les pigments de la pourpre ne préexistent pas dans la glande à pourpre ; mais jusqu'aux recherches relativement récentes d'Augustin Letellier, on n'avait aucune indication précise sur les produits précédant l'apparition du pigment pourpre. D'ailleurs, ce que dit Letellier ne pouvait s'appliquer qu'au *Purpura lapillus*. Ce qui prouve qu'il eût été imprudent de généraliser, c'est que l'action de la lumière est indispensable pour que le pigment du *Purpura lapillus* prenne naissance, alors que cela n'est pas nécessaire pour celui du *Murex trunculus*, dont la pourpre se produit dans l'obscurité comme à la lumière.

C'est sans doute là qu'il faut chercher l'origine des discussions entre savants et les divergences d'opinion sur la question de savoir si c'est la lumière ou la chaleur, ou simplement l'air qui provoque l'apparition de la couleur pourpre. J'aurai l'occasion de revenir plus loin sur cette question à propos du rôle de la lumière dans ce phénomène.

Dans ce chapitre, je me propose seulement de résumer les notions acquises sur les propriétés des matières colorantes de la pourpre. Elles seront utiles pour l'intelligence du sujet principal.

La pourpre du *Purpura lapillus*, dit Letellier, est amorphe, insoluble dans l'eau, les dissolvants neutres, et la potasse est sans action sur elle. L'acide azotique la détruit : elle charbonne avec SO^3 HO à la longue.

En versant sur la pourpre une goutte *d'acide sulfurique* de Nordhausen, on voit apparaître sur les bords de la goutte une série de couleurs magnifiques, qui se succèdent dans l'ordre suivant : vert émeraude, rouge cramoisi et violet. En ajoutant de l'eau, on a un liquide indigo pâle, presque bleu céleste, malheureusement SO^3 HO finit par charbonner.

L'*acide hypochloreux* détruit la pourpre.

En présence de l'*almalgame de sodium*, elle ne donne rien, mais si l'on chauffe, on a une poudre rouge sombre qui ressemble à la pourpre.

D'après A et G. de Negri, la pourpre du brandaris se ravive au contact de l'*acide acétique* cristallisé bouillant et, peu à peu, vire au rose parce que l'acide acétique enlève le peu de matière bleue ou verte qui modifie la nuance de la teinte principale. L'acide qui a servi se colore en vert foncé.

Suivant les mêmes auteurs sur un petit échantillon de pourpre desséché depuis un mois, une goutte d'acide *sulfurique monohydraté* a produit une teinte verte et, en ajoutant de l'eau aussitôt, il s'est formé une substance azurée insoluble dans l'eau. La transformation du mucus du *M. trunculus* dans l'obscurité est accélérée par l'acide sulfurique concentré. *L'hypochlorite de chaux* le rend d'abord jaune, mais ensuite le colore en rose sale, qui le décolore si l'action se prolonge. Le violet de trunculus humide s'altère facilement et se décolore peu à peu dans une assiette avec l'eau, mais desséché, se conserve longtemps. Il est insoluble dans l'eau, résiste à la solution pas trop concentrée de *potasse*, mais devient violet atténué puis rouge vineux. Il se dissout, en partie, dans le *chloroforme* et dans l'*alcool* concentré à 97° et plus facilement à chaud. L'*éther* le dissout moins facilement, les solutions sont violettes et tendent au rose. Cette pourpre est plus soluble dans l'acide acétique cristallisable, surtout à chaud; la solution concentrée reste verdâtre légèrement. Cette solution laisse par évaporation un résidu azuré verdâtre, qui se carbonise sans donner de vapeurs violettes. Le meilleur dissolvant de la pourpre du M. trunculus est l'alcool phéniqué ou l'anhydride acétique additionné d'une petite quantité d'acide sulfurique monohydraté. La solution acétique est colorée en azur foncé; elle se trouble par l'eau.

Le violet de M. trunculus traité à froid par acide sulfurique ne réagit presque pas, mais chauffé légèrement, il se colore immédiatement en magnifique vert feuille, lequel se change

immédiatement en azur par addition d'un peu d'eau. Le chloroforme sépare ce principe azuré.

Cette réaction et celle que Letellier a obtenue avec P. lapillus indiqueraient bien que la déshydratation énergique provoquée par l'acide sulfurique fait retourner la pourpre à l'état de *chlorolapilline* et de *chlorotrunculine*, produits verts qui apparaissent avant la pourpre (v. page 499). Dès que ces protoproduits sont soustraits à l'influence de l'acide sulfurique par le chloroforme, qui contient toujours un peu d'eau ou en absorbe dans l'air, la chlorotrunculine passe au bleu.

Le *zinc* décolore la solution sulfurique (ce qui indiquerait que la chlorotrunculine est un produit d'oxydation de la *purpurine* (v. page 507) d'autant mieux, que par l'exposition à l'air, la couleur perdue reparaît. L'*hydrogène naissant* obtenu par le zinc et l'acide sulfurique dilué décolore rapidement la pourpre. La teinte violette disparaît d'abord, puis la verte, puis la jaune, qui est la plus résistante.

L'acide sulfurique additionnée de *nitrate de potasse* ou de *bichromate de potasse* donne une coloration verte, qui passe à l'azur par addition d'eau. Il y aurait d'abord déshydratation puis ensuite oxydations et réhydratation. Les *acides azotique* et *chlorhydrique* la colorent en bleu azuré. L'acide azotique la rend jaune puis la décolore.

G. Catalano a avancé que la pourpre est un dérivé de l'aniline et Bixio croit que le principe non coloré de la pourpre, le prépigment, correspond à l'indigo blanc, le principe azuré à l'indigotine et le principe violet rouge à l'indigo rouge.

B. et G. de Negri reprochent à Bixio de n'avoir pas distingué l'humeur de *M. brandaris* de celle de *M. trunculus*, qui pourtant se comportent de façon différente.

B. et G. de Negri ont obtenu un produit violet et cristallisé donnant des vapeurs violettes en tout semblables à celles de l'indigotine.

Ils en indiquent le procédé de préparation suivant :

On détache les glandes du Murex trunculus, on les broye avec

un peu d'eau et l'on dessèche à l'air et à la lumière. La substance desséchée est broyée et lavée plusieurs fois à l'acide acétique cristallisable, qui se colore en violet. On dilue avec de l'eau qui devient laiteuse et quasi décolorée, on agite avec le chloroforme et, après un long repos, on soutire, on évapore dans le vide ou à l'air libre, mais en ayant soin de ne pas dépasser 25°. Le résidu de l'évaporation est solide, en partie cristallisé, de couleur azurée avec reflets métalliques paon et précipité rouge amorphe, principalement dans le fond de la capsule : il y a donc deux pigments.

L'éther dissout seulement le pigment rouge incristallisable et laisse l'autre. On continue la purification en reprenant par l'alcool concentré et faisant recristaliser par évaporation. Les cristaux obtenus sont assez bien définis, mais souillés par une substance amorphe blanche qui empêche l'analyse et qu'on ne peut éliminer.

L'essence de térébenthine ozonisée, celle d'Eucalyptus décolorent rapidement les deux « indigos. »

Les oxydants redonnent la teinte azur à l' « indigo animal » blanc, mais il faut en modérer l'action.

Enfin les frères de Negri n'ont trouvé aucune différence entre l'indigo végétal et l'indigo animal. L'air intervient dans la formation de ces deux pigments, qui ne préexistent ni dans le végétal, ni dans l'animal.

Les bains dont se servaient les pourpriers antiques, d'après Pline, étaient incolores (indigo blanc) et mis à l'air les tissus imprégnés se coloraient.

Les spectres des deux indigos sont semblables, il y a pourtant une petite différence due à ce qu'il y a dans l'indigo animal une petite quantité de substance rouge. L'indigo végétal, en formation, passe par les mêmes nuances que la pourpre.

Berzélius a trouvé dans l'indigo une substance rouge incristallisable, insoluble dans l'eau, mais soluble dans l'alcool, l'éther, les acides concentrés acétique et phénique, dans le sulfate de carbone et dans le chloroforme.

Il se résinifie et perd sa couleur. D'autres caractères encore rapprochent l' « indigo rouge animal » des de Negri de l'indigo rouge de Berzélius.

Aucune couleur d'aniline connue des de Negri ne présente les caractères spectroscopiques des deux indigos, mais ils n'ont pas réussi à en retirer les dérivés de l'aniline bien connus. Ces auteurs reconnaissent qu'il y a beaucoup moins d'analogies entre l'indigo et la pourpre du Murex brandaris, mais ils ont tort de dire que l'indigo blanc n'est pas impressionnable par la lumière : il suffit d'exposer au soleil une solution de carmin d'indigo et d'hydrosulfite de soude en quantité strictement nécessaire pour la décoloration, pour observer le contraire : le liquide commence à se colorer bientôt, principalement dans les couches superficielles.

Sacc a prétendu que la pourpre antique devait être un produit analogue à l'*alloxane* et que le mordant auquel il devait sa stabilité existait dans l'urine des Mollusques.

Les de Negri objectent que, d'après de Lacaze-Duthiers, la glande à pourpre n'est pas un rein ; s'il n'y avait que cette objection, elle n'aurait aucune valeur (v. physiologie). Mais ces auteurs font observer qu'il y a dans l'urine des produits pouvant donner de l'indigo, même à l'état normal, ce qui est exact.

Heller a isolé sous le nom d'*uroxanthine* une matière colorante jaune très analogue comme composition chimique à l'indigo. L'uroxanthine traitée par les acides, ou même laissée à l'air libre, donne une matière colorante rouge l'*urrhoïdine* et une bleue, l'*uroglaucine*. La première est isomère avec l'indigo rouge et la seconde avec l'indigo bleu. L'uroglaucine, isomère de l'indigo peut être extraite de toute espèce d'urines.

Malgré cela, les caractères chimiques et physiques sont si parfaitement identiques avec l'indigotine végétale, que B. et G. de Negri ont cru pouvoir l'identifier à l'indigotine végétale et la désigner sous le nom d' « *indigotine animale.* »

Les caractères suivants seraient communs aux deux indigos végétal et animal :

Quelques gouttes de la solution acétique évaporée sur un porte-objet montre une masse azurée paon à reflets métalliques, avec myriade de petits cristaux prismatiques à base rhombe, nettement azur. L'indigo végétal se sublime à 290° et l'indigo animal à 300° environ, en donnant tous deux des vapeurs violettes lourdes.

Ils sont tous deux insolubles dans l'eau, l'éther ; dans les solutions acides ou alcalines, l'alcool les dissout très faiblement.

Ils se dissolvent dans l'alcool concentré, le chloroforme, dans l'acide acétique cristallisable et dans l'acide sulfurique monohydraté : une légère chaleur facilite la dissolution. L'acide acétique et l'acide phénique sont leurs meilleurs dissolvants. L'acide azotique les décolore en produisant de l'acide picrique.

L'hydrogène naissant (zinc dans solution acide aqueuse), l'amalgame de potassium les décolorent facilement. Les corps réducteurs ; sulfhydrate d'ammoniaque, sulfate ferreux, glucose, donnent une solution d'indigo animal qui est jaune.

La matière colorante de l'*Aplysie*, différente pourtant par divers caractères de celle de *M. trunculus*, se rapproche par beaucoup de caractères physiques et chimiques de l'indigotine. En 1907, le professeur P. Friendlaender, de Vienne (n° 11), a repris les recherches de ses devanciers sur la nature chimique du pigment de la pourpre, mais ce savant ne paraît pas très au courant des travaux de ces derniers. Il a opéré sur *M. brandaris*, tandis que A. et G. de Negri ont surtout étudié la pourpre de *M. trunculus* bien différente de celle de *M. brandaris*, tant par la façon dont elle prend naissance, que par ses propriétés chimiques et physiques. Il dit que A. et G. de Negri n'ont pas obtenu de substances pures et que c'est sans fondements précis qu'ils ont formulé l'opinion que le bleu est du bleu d'indigo et le rouge du rouge d'indigo, opinion qui a été partagée, dit-il, par divers auteurs, entre autres par O.-W. Witt. Ce qui prouve également ce que j'avance plus haut, c'est que

M. Friendlaender croit, à tort, que l'action de la lumière est toujours nécessaire et que j'ai dit qu'une zymase *active* l'action de la lumière : « de récentes recherches de R. Dubois, dit-il, ont permis de croire qu'ici, en outre de la lumière, une enzyme existant dans la glande joue en même temps un rôle. »

Cette opinion est absolument différente de celle qui doit résulter de la simple lecture des faits que j'ai exposés, dont l'exactitude a été controlée par M. Letellier. Mais cela importe peu au point de vue de la nature de la pourpre, dont nous nous occupons exclusivement dans ce chapitre.

M. Friendlaender a pu obtenir synthétiquement une couleur qui se distingue de l'indigo dans sa constitution chimique par le remplacement des groupes Az H par du soufre. La nuance de cette substance déposée sur du coton ou de la laine est rouge cramoisi bleuâtre très pur. Elle surpasse presque toutes les couleurs connues par sa résistance à la lumière et offre les plus grandes analogies avec le bleu d'indigo : possibilité de sublimation, formation de cuves.

Letellier ayant montré qu'à côté et peut-être même avec la substance colorante, il se produit des composés sulfurés, M. Friendlaender admet une parenté de la pourpre antique avec le *Thionindigo.*

Il critique les procédés d'extraction employés jusqu'à ce jour pour la pourpre, mais ne parle pas du mien, qui cependant est le seul capable de donner des pourpres pures. Il s'est arrêté au procédé suivant basé sur l'insensibilité de la couleur vis-à-vis de l'acide chlorhydrique étendu :

Les glandes sont divisées aussi finement que possible sur du papier à filtre propre et la couleur est développée par une exposition au soleil d'une demi-heure. On les fait digérer ensuite dans l'acide chlorhydrique étendu au bain-marie et on évapore presque jusqu'à siccité. On reprend par l'eau chaude la bouillie colorée en violet rougeâtre. On extrait sur filtre aspirant et on lave plusieurs fois à l'eau chaude, enfin avec de l'alcool et de l'éther. On a alors des produits bruns de décomposi-

tion ; des substances muciques gélatineuses entrent en dissolution et il reste de la cellulose ? presque pure et la couleur. Celle-ci est extraite dans un manchon de Soxhlet fixé comme dans l'analyse de l'indigo, dans une cornue, sous un tube ascendant et avec des solvants indifférents à haut point d'ébullition.

M. Friendlaender accorde la préférence au tétrachlorure d'acétylène ou anisol : 100 grammes suffisent pour 500 grammes de coquillages. La couleur se dissout et peut être recueillie sous forme de petits cristaux durs brillants comme du cuivre. On les fait recristalliser dans le nitrobenzol bouillant : ils se conduisent avec tous les réactifs comme des individus chimiques ; ils ressemblent à s'y méprendre à du bleu d'indigo cristallisé. L'auteur en a retiré quinze centigrammes de sept cent cinquante grammes de Murex (brandaris), mais il n'a pu en faire l'analyse élémentaire.

Cette matière colorante est insoluble dans les solvants usuels, très difficilement soluble dans l'acide acétique cristallisable, le chloroforme, le benzol, le toluène bouillant, qui ne prennent ainsi qu'une faible coloration violette. Il est pris en quantité plus grande avec même couleur par les hydrocarbures de goudron (naphte dissolvant) et par les hydrocarbures de pétrole bouillant entre 200° et 230° avec une coloration rouge-rose. L'anisol, le nitrobenzol, la quinoléine, le phénol et l'aniline se colorent en violet fortement bleuté. Les différences avec le bleu d'indigo sont les suivantes :

L'acide sulfurique dissout le bleu d'indigo d'abord en vert jaune ; après un court repos ou un chauffage très faible, la couleur passe au bleu pur et l'addition d'eau donne une solution bleu clair de sulfo-acide, lequel se sépare en partie en flocons violet-rouge.

Vis-à-vis des réducteurs alcalins, le bleu d'indigo et la pourpre ont une allure analogue, en ce que l'hydrosulfite alcalin le fait entrer en solution avec une couleur faiblement jaune qui, au contact de l'air, donne des pellicules bleues, mais la pourpre donne des flocons violet-rouge.

L'analyse élémentaire de la pourpre a montré à M. Friendlaender l'absence de soufre et la présence d'azote.

Les observations de M. Friendlaender, malheureusement incomplètes, suffisent cependant, d'après cet auteur, à exclure l'idée d'une identité de la pourpre (de M. brandaris) avec le thionindigo aussi bien qu'avec le bleu d'indigo. Cependant il existe une extraordinaire ressemblance de la constitution chimique et physique de la pourpre avec les deux couleurs d'indigo.

De l'ensemble des faits ci-dessus exposés, on est en droit de conclure que les pigments des pourpres, s'ils ne sont pas identiques absolument aux indigos bleu et rouge d'origine végétale, s'en rapprochent beaucoup tant au point de vue chimique que par les propriétés physiques. Nous verrons plus loin que ma découverte de la *purpurase* permet d'établir entre le mode intime de formation de l'indigo végétal et celui de la pourpre un nouveau rapprochement des plus curieux au point de vue de l'étude des phénomènes communs aux animaux et aux végétaux, c'est-à-dire de la physiologie générale.

V. — Propigments ou Chromogènes de la Pourpre.

Dans son remarquable travail sur la pourpre, M. Augustin Letellier dit : « Rien ne prouve qu'on n'arrivera jamais à transformer la pourpre en ses substances génératrices, en tous cas, nos efforts pour y arriver ne m'ont jamais conduit après de longues et patientes manipulations qu'à un résultat réellement insignifiant au point de vue pratique. » (n° 10, p. 835).

Les résultats obtenus par A. Letellier sont pourtant des plus intéressants puisqu'il a été le premier à isoler des composés cristallisés, capables de se transformer en pourpre sous les yeux de l'observateur.

Il n'a pu malheureusement découvrir l'origine de ces substances, leur nature et les transformations qui les font passer à

l'état de pourpre; il convient d'ajouter que ses recherches ont été faites seulement sur *Purpura lapillus*.

Letellier a donné (*loc. cit.*) le mode de préparation de ces cristaux, le procédé au moyen duquel on peut les isoler et leurs caractères optiques, avec quelques caractéristiques par les dissolvants. On peut les résumer dans le tableau ci-joint.

Cristaux jaunes.	Cristaux vert pomme.	Cristaux en aiguilles incolores ou vert cendré.
Prismes obliques à 4 côtés ou le plus souvent tables lozangiques superposées très minces. Système triclinique ou oblique à base de parallélogramme.	Système clinorhombique prisme oblique à base rhombe probablement, certainement système oblique.	Prismes très longs, très minces, à arrêtes perpendiculaires; quelques-uns presque cubiques en tous cas, appartiennent au système orthorhombique.
Solubles dans solution Ko ou NaO. Précipitables en cristaux par acide acétique.	A peine solubles dans l'eau pure. Solubles dans l'éther et le chloroforme. L'essence de pétrole leur permet de cristalliser.	Peu solubles dans eau, mais plus que ceux vert pomme ; solubles dans éther et chloroforme (moins dans ce dernier que les cristaux vert pomme).
Inaltérables à la lumière.	Virent rapidement au bleu ou bleu-noir et deviennent opaques. La lumière accentue la teinte verte.	Virent au rouge groseille en lames minces et en rouge carmin si épais. Forment la majeure partie du précipité dans le procédé Letellier (1).

(1) Nota. — S'il y a deux substances vertes distinctes, l'une donnant le bleu et l'autre le rouge il doit y avoir également deux prochromogènes distincts (v. page 499).

Il dit que la matière bleue du purpura lapillus est aussi insoluble dans les dissolvants que la rouge.

La pourpre du lapillus renvoie à l'œil, les radiations bleues et violettes de la lumière solaire.

Préparation des substances chromogènes ou purpurigènes de A. Letellier.

On dessèche à l'obscurité dans le vide sulfurique les glandes. Après dessication, on les pulvérise et on les traite par déplacement, par l'alcool, l'éther, le chloroforme ou l'essence de pétrole.

On a un liquide très légèrement rougeâtre ou même simplement jaune-chlore qui, par évaporation, abandonne une masse de cristaux vert-cendré, ayant, en certains points, à la lumière, des reflets métalliques, qui rappellent le vert des élytres de la cantharide ou celui de la fuschine.

Il est préférable d'employer successivement tous les dissolvants indiqués. La substance abandonnée par l'évaporation exposée à la lumière devient couleur pourpre et dégage pendant sa transformation une forte odeur d'ail ou d'asa-fœtida.

On distingue dans la masse cristalline des cristaux lobulaires jaunes en petit nombre, des cristaux vert-pomme relativement volumineux, mais également peu abondants, enfin de fines aiguilles prismatiques presqu'incolores, quand on les examine isolément, très nombreuses et constituant presque tout l'amas cristallin qui leur emprunte leur couleur vert cendré.

On peut séparer ces trois sortes de cristaux par le procédé qui suit :

1° On traite à froid la masse cristalline par une solution de potasse ou de soude caustique, les cristaux jaunes se dissolvent : on filtre, les gros cristaux vert-pomme et les fines aiguilles prismatiques vert cendré restent sur le papier, on additionne le liquide limpide qui a passé avec l'acide acétique, et, si la liqueur est suffisamment concentrée, il se dépose au fond du vase des cristaux jaunes qui ont exactement les mêmes formes que ceux qui avaient été vus au microscope ;

2° On agite les cristaux restés sur le filtre en présence du chloroforme : les cristaux vert-cendré se dissolvent les premiers, on filtre et les cristaux vert-pomme restent sur le papier mélangés à quelques cristaux aiguillés. Après plusieurs opérations semblables, on a les cristaux verts dans un grand état de pureté ;

3° On abandonne le chloroforme à l'évaporation spontannée, et, quand il a disparu, on a une masse confuse vert-cendré composée presqu'entièrement par des cristaux prismatiques finement aiguillés. La séparation n'est complète que si

l'on recommence plusieurs fois les mêmes manipulations

Toutes ces opérations doivent être faites dans l'obscurité absolue ou, à son défaut, dans la chambre photographique. Quand on n'a pas séparé avec assez de soin les cristaux vert-pomme des cristaux vert-cendré, les uns et les autres deviennent violets, c'est-à-dire pourpres, au soleil, au lieu de rester les premiers bleu foncé presque noir, les seconds carmin ou simplement laque carminée selon l'épaisseur.

Caractères des cristaux :

Les cristaux jaunes (n° 10, pl. XXI, fig. 3) se présentent sous la forme de prismes obliques à quatre côtés, ou, le plus souvent, sous celle de tables lozangiques, généralement superposées et excessivement minces, ils appartiennent au système triclinique ou oblique à base parallélogramme. La lumière est sans action sur eux. M. Letellier pense que le vert vient du mélange de ce jaune et du bleu.

Les cristaux vert-pomme sont d'une couleur plus ou moins foncée suivant qu'ils ont été plus ou moins exposées à la lumière, à laquelle ils sont très sensibles. Leur forme varie avec celle du dissolvant (n° 10, v. pl. XXI, fig. 4). Ils appartiennent au système clinorhombique (du prisme oblique à base rhombe) probablement, en tous cas, certainement son système est oblique. Sans cela, on pourrait les confondre avec les cristaux aiguillés incolores ou vert-cendré formant la majeure partie du dépôt abandonné par l'éther.

A la lumière, les cristaux vert-pomme virent au bleu, au bleu noir et deviennent opaques.

La substance vert-pomme est à peine soluble dans l'eau pure.

Au contraire, les cristaux aiguillés incolores ou vert-cendré le sont bien : c'est ce qui explique pourquoi les lambeaux d'épithélium triturés dans un mortier, puis traités par l'eau bouillante, abandonnent sur le filtre un coagulum qui devient rapidement bleu indigo à la lumière alors que le liquide se colore en rouge groseille,

L'essence de pétrole dissout bien les cristaux vert-pomme et leur permet de cristalliser.

La matière vert cendré ou incolore cristallise en prismes très longs, très minces, à arrêtes perpendiculaires, quelques-uns sont presque cubiques, ils appartiennent au système orthorhombique. A la lumière, ils se colorent en rouge groseille s'ils sont minces ; en rouge carmin s'ils sont épais. Elle n'est pas très soluble dans l'eau quoiqu'elle le soit beaucoup plus que la substance vert-pomme, ses véritables dissolvants sont l'éther et le chloroforme.

En attendant que la composition chimique de ces cristaux soit connue exactement, il me paraît nécessaire pour l'exposition du sujet de donner aux corps signalés par Letellier les noms suivants :

cristaux	jaunes	Xantholapilline ;
—	verts pomme.....	Chlorolapilline ;
—	incolores ou verts cendré.....	Leucolapilline.

Nous verrons bientôt que ces chromogènes de la pourpre découverts par A. Letellier dérivent eux-mêmes de prochromogènes par un mécanisme zymasique.

VI. — Prochromogènes de la Pourpre : Purpurases et purpurines. Formation zymazique du Pigment.

Purpurase et purpurines. — En 1902, dans deux communications, l'une à la société de biologie et l'autre à l'Académie des Sciences (nº 18 et nº 19), j'ai montré que certains pigments animaux peuvent prendre naissance par suite d'une action zymasique exercée sur des *prochromogènes* qui ne se colorent pas spontanément même sous l'influence de la lumière.

Ces *prochromogènes* transformés, en *propigments* ou *chromogènes* par une zymase peuvent donner des pigments sous des influences diverses : lumière, chaleur, air.

Les pigments de la pourpre des mollusques sont dans ce cas. A la suite de nos recherches, d'autres auteurs ont montré que ce curieux mécanisme de formation que nous avons découvert chez les animaux purpurigènes s'applique à d'autres animaux producteurs de pigments d'autre nature (1).

La pourpre est le résultat de l'action d'une zymase que j'ai appelée la *purpurase*, sur des substances *prochromogènes* que j'ai nommées provisoirement *purpurines*, lesquelles sous l'influence de cette zymase se transforment en *chromogènes* ou *propigments*, qui engendrent finalement les *pigments des pourpres*.

Purpurase, sa préparation. — Les bandelettes de la glande à pourpre d'une centaine de *Murex brandaris* sont détachées rapidement, broyées avec de l'alcool à 95° et du sable de grès blanc, lavé et sec très intimement de façon à former une pâte bien homogène et fine que l'on délaye ensuite avec de l'alcool à 95° : on jette sur un filtre et on lave à l'alcool jusqu'à ce que le liquide passe clair et incolore. On laisse égoutter le magma jusqu'au lendemain ; on le triture alors de nouveau avec de l'eau chloroformée en assez grande quantité pour en faire un liquide qui est jeté sur un filtre contenu dans un entonnoir de verre placé sur un flacon renfermant de l'alcool à 95°. Chaque goutte de liquide tombant dans l'alcool y forme un précipité floconneux, blanc qui se dépose lentement. Le lendemain, on décante

(1) Dans son ouvrage sur les Pigments (n° 20) le docteur René Horand s'exprime ainsi :

« L'idée première de ce travail nous a été suggérée par les recherches et les découvertes si originales de notre éminent maître en physiologie, M. le professeur Raphaël Dubois, de l'Université de Lyon.

« C'est à ce savant que l'on doit la première démonstration rigoureuse et expérimentale d'un des modes certainement les plus importants et les plus répandus de la formation des pigments animaux.

« Dès 1902, M. Raphaël Dubois a montré que certaines zymases, en agissant sur des prochromogènes, incapables de fournir par eux-mêmes des pigments pouvaient les transformer en chromogènes capables de donner naissance à des pigments, soit directement, soit sous l'influence de divers agents extérieurs, comme la lumière, la chaleur par exemple.

« La publication des recherches de M. R. Dubois sur les pigments, faites en grande partie au aboratoire de Tamaris-sur-Mer, dont il est le fondateur-directeur, et particulièrement celles qui sont relatives à la formation de la *pourpre*, ont été une véritable initiation, et ont provoqué d'importantes découvertes ultérieures, comme celle du mécanisme de la formation du noir de la seiche, des pigments des tumeurs mélaniques, etc., etc.

« Il convient d'ajouter que la découverte de la *zymopigmentation* n'est que le résultat, le couronnement, pour ainsi dire, d'une quantité d'autres recherches du même auteur sur les pigments... »

et on fait égoutter le précipité sur un filtre. Ce dernier et son contenu, sont mis en contact avec de l'eau chloroformée : on agite de temps à autre. Au bout de 24 heures, on jette le magma sur un filtre en papier placé au-dessus d'un bocal contenant de l'alcool à 95°. Le liquide en tombant dans l'alcool y produit un précipité floconneux, c'est la *purpurase* que l'on isole par décantation et qu'on recueille sur un filtre. On peut la conserver desséchée sur ce dernier ou bien la dissoudre (pseudo-solution) dans l'eau chloroformée, ou dans la glycérine neutre.

Le liquide alcoolique de toutes les opérations précédentes est évaporé au bain-marie et fournit un extrait alcoolique jaune des glandes à pourpre du *Murex brandaris*. Ce produit mélangé avec un peu d'eau à de la purpurase obtenue comme il a été dit précédemment fournit à l'obscurité une substance verte qui est un propigment ou chromogène de la pourpre du *Murex brandaris*. Par analogie avec le propigment découvert par A. Letellier dans *Purpura lapillus* et que j'ai appelé chlorolapilline (v. page 29), je désigne celui-ci sous le nom de *chlorobrandarine*. On peut l'isoler au moyen de l'éther dans lequel il est parfaitement soluble. Ce propigment exposé à la lumière, se transforme en pourpre.

On peut obtenir de la même manière un propigment vert du *Murex trunculus :* la *chlorotrunculine*, mais l'action de la lumière n'est plus nécessaire, pour sa transformation en pigment ; il donne la pourpre violette caractéristique de cette espèce même à l'obscurité. La chaleur active beaucoup la transformation de ce chromogène en pigment. La purpurase du *M. trunculus* s'obtient comme celle de *M. brandaris*, mais il est extrêmement difficile de débarrasser celle-ci de tout son prochromogène, de sorte qu'elle se colore toujours un peu en milieu aqueux. La purpurase du M. brandaris peut au contraire être obtenue absolument blanche et se conserver ainsi intacte à la lumière.

La purpurase extraite des *Murex brandaris* et *trunculus* ainsi que de *Purpura lapillus* paraît cependant être identique

dans les trois espèces attendu que, quelle que soit son origine, elle fournit avec les purpurines ou prochromogènes de ces trois sortes de mollusques respectivement les pourpres qui les caractérisent. Les espèces pourprières ne diffèrent donc que par leurs purpurines.

La chaleur détruit la purpurase comme les autres zymases à 100° et même au-dessous. L'alcool ne la détruit pas mais paralyse son action. Elle décompose l'eau oxygénée. Si l'on dépose sur un papier humide imprégné de purpurase, du gaïacol, de l'acide pyrogallique, on ne constate aucune réaction. Elle reduit le nitrate d'argent et le permanganate de potasse, décolore le chlorure d'or et légèrement le perchlorure de fer. La purpurase n'agit pas sur l'amygdaline et ne transforme pas le glycogène en sucre.

L'eau oxygénée ne colore pas la purpurine de M. brandaris, il en est de même de la laccase.

Le pouvoir oxydant de la purpurase a été recherché également avec l'hydroquinone, la résorcine et le pouvoir réducteur avec les nitrates, les arséniates, la fleur de soufre lavée, le bleu de méthylène.

Nous n'avons pu décéler, en somme, dans la purpurase ni les caractères d'une oxydase, ni ceux d'une réductase.

Préparation du Prochromogène purpurique ou Purpurine du Murex brandaris. — En traitant avec l'alcool et le sable de grès les glandes à pourpre enlevées rapidement au Murex brandaris, on empêche d'une part l'activité de la zymase de se manifester et d'autre part, on sépare de la glande, comme nous venons de le dire, le prochromogène, qui se dissout dans l'alcool. Le magma, après trituration très exacte, est jeté sur un filtre : il passe un liquide jaune d'or fortement aromatique.

Ce liquide est concentré à l'air libre ou au bain-marie et quand l'alcool est évaporé, il reste un liquide non homogène, très odorant, renfermant des gouttelettes huileuses d'un brun jaunâtre nageant dans d'autres plus aqueuses.

En jetant sur un filtre mouillé d'eau distillée ce liquide, il

passe une solution claire qui, additionnée de purpurase et exposé à la lumière, devient verdâtre, puis rouge, s'il s'agit de *M. brandaris* ou du *P. lapillus*.

Si la purpurase a été ajoutée à l'extrait alcoolique repris par l'eau du *Murex trunculus*, la lumière n'est pas nécessaire comme nous l'avons dit, et il se forme, même à l'obscurité, un liquide coloré en violet azuré.

Si l'on suit la réaction sous le microscope, à un assez fort grossissement, on voit les granulations de la purpurase se gonfler dans l'eau et prendre les formes signalées par divers auteurs dans le mucus purpurigène (v. p. 483 et 484). Bientôt apparaît une vacuole et dans celle-ci de fines granulations de pigment (fig. I).

Fig. 1. — Vacuolides de la Purpurase.

Examinées au microscope en lumière polarisée, on constate que les gouttelettes huileuses dont il a été question plus haut, sont biréfringentes et doivent être rangées dans la catégorie de ces corps que Lehmann a décrits, en 1906, sous le nom de « cristaux liquides » (21).

Mais c'est quatre ans avant ce travail, en 1902, que j'ai signalé la biréfringence des gouttelettes en question (22). M. Gradenwitz (n° 23) ne paraît pas avoir eu connaissance de ce fait, car il en aurait parlé sans doute dans son article sur « *la vie apparente chez les cristaux mous* » de la Revue générale des Sciences. Cette citation eût été d'autant plus de circonstance qu'en 1902 également (*loc. cit.*), j'ai montré qu'en plaçant le liquide non homogène provenant de l'évaporation de l'alcool ayant servi à épuiser les glandes à pourpres entre la lame porte-objet et la lamelle sous le microscope, on assiste à un phénomène des plus curieux, surtout en exerçant une légère pression sur le couvre-objet. On voit alors les gouttelettes huileuses former de fins boyaux présentant alternativement des stries obscures et claires dans la lumière polarisée, les nicols étant croisés, comme si on examinait au microscope, dans les mêmes conditions une fibrille de muscle strié. En même temps, on constate

que ces *fibrilles musculoïdes* comme je les ai appelées, montrent dans le sens longitudinal une fine ligne de partage. Cela tient à ce que les stries transversales étant formées par les branches des croix de polarisation des gouttelettes accolées, perpendiculaires à l'axe du filament, la raie centrale est le résultat des deux autres branches de chaque gouttelette se continuant avec celles des voisines. A ce stade, le filament est variqueux, on reconnaît les gouttes primitives. Quand il s'est uniformisé, il n'y a plus de stries. La ligne noire longitudinale n'existe pas dans la fibre musculaire striée, mais nos fibres musculoïdes présentent, outre la striation transversale en lumière polarisée, d'autres analogies curieuses avec la fibrille musculaire. Par la dessication, la croix de polarisation des gouttelettes et les stries des fibres musculoïdes disparaissent par un phénomène de déshydratation et reparaissent par rehydratation. On a observé des faits de ce genre dans les fibres musculaires striées de divers animaux.

On peut obtenir des résultats encore plus curieux avec l'extrait alcoolique de la glande à pourpre de *Murex brandaris*

On reprend le liquide à gouttes huileuses résultant de l'évaporation de la teinture alcoolique des glandes par l'alcool absolu (environ 20 centimètres cubes) et on filtre. A cette solution, on ajoute une goutte d'acide sulfurique, il se produit un trouble, puis un précipité le lendemain, on décante le liquide clair qui surnage et on en laisse évaporer une partie sur un verre de montre à l'air libre et à la lumière.

Par la concentration de la liqueur à l'air libre, il se forme d'abord des gouttelettes d'apparence huileuse à la surface et nageant dans le liquide.

Quand l'alcool est évaporé, on voit ces gouttelettes subir une véritable évolution, elles prennent une forme plus régulièrement sphéroïdale. Dans leur intérieur apparaît un noyau et, dans l'intérieur de celui-ci, quelque chose simulant à s'y méprendre un nucléole. Quelquefois, il y a plusieurs noyaux et nucléoles dans une même cellule (*plastidoïdes polynucléées*).

Ces diverses parties se distinguent nettement par leur coloration différente. Ce qui représenterait le cytoplasme est à peu près incolore, transparent, à peine teinté en jaune grisâtre : le noyau est jaune rougeâtre et le nucléole brillant et incolore. On se croirait en présence d'une préparation histologique colorée. En réalité, on a sous les yeux l'image d'une grosse vacuolide, comme celles, plus petites, que j'ai décrites depuis longtemps.

Peu à peu la teinte du noyau s'accentue : sous l'influence combinée de temps et de la lumière, il devient brun rougeâtre, granuleux : on voit naître alors de véritable grains de pigment qui sont rejetés dans le milieu ambiant. Quelques-uns paraissent entourés d'une paroi transparente à double contour, comme si le noyau s'était rétracté, mais beaucoup moins que ce qui figure le cytoplasme. Chez d'autres, où il semblait avoir disparu tout à fait, on le voit reparaître : on croirait alors assister à la naissance de petites vacuolides, filles des premières.

Le pigment ainsi formé est rouge brun, il n'a pas la teinte de la pourpre obtenue avec la purpurine et la purpurase. De la partie *cytoplasmoïde* de nos *microbioïdes* partent à une certaine phase de leur *évolution*, des pseudopodes et des filaments *rhizopodoïformes* s'allongeant et se rétractant sous le microscope avec une apparente *spontanéité*. Les *pseudopodoïdes* s'unissent parfois avec ceux des vacuolides voisines pour donner l'apparence de symplastes. Principalement sur les côtés du verre de montre où s'est faite l'évaporation du liquide, on voit des dispositions rappelant absolument des plasmodies de myxomycètes, avec, ça et là, quelques noyaux (*symplastoïdes*). Enfin, il y a des formes d'Amibes (*amiboïdes*) et même des *moneroïdes*. Le surlendemain, il restait seulement dans le verre de montre des gouttelettes jaunes rougeâtres et de nombreux grains de pigment ; les vacuolides plastoïdes avaient évolué vers un état d'inertie apparente. Peut-être bientôt donneraient-elles des cristaux et ce serait le « dernier soupir » énergétique, de la vacuolide considérée en tant qu'individu figuré en voie d'évolution personnelle.

Dans d'autres préparations (solutions alcooliques non additionnées d'acide sulfurique), il se produit des apparences de segmentation pouvant simuler les premiers stades jusqu'au stade *morula*.

D'autres formes *bioïdes*, non moins curieuses, prennent naissance, en apparence spontanément, dans ce « blastème », sans que l'expérimentateur soit forcé d'intervenir.

L'extrait alcoolique complexe et non homogène que l'on obtient par l'évaporation au bain-marie ou à l'air libre de l'alcool à 90° dans lequel les glandes ont été broyées avec le sable, lorsque l'alcool a été enlevé par l'évaporation donne bien, comme nous l'avons dit, la coloration pourpre après son mélange avec la purpurase et l'exposition à la lumière.

Mais si au lieu d'évaporer la teinture alcoolique, on la distille, le liquide qui passe à la distillation, évaporé pour chasser l'alcool, laisse un liquide aqueux qui ne donne rien avec la purpurase et la lumière solaire. On doit en conclure que le prochromogène ne passe pas à la distillation. On peut donc évaporer l'alcoolature de glande, sans avoir à craindre les déperditions.

L'extrait alcoolique repris par l'alcool *absolu* additionné par un peu d'acide sulfurique, ne cède pas de chromogène, car ce dernier ne donne pas de pourpre avec la purpurase et la lumière, même après neutralisation de l'acide par l'ammoniaque. Le prochromogène n'est donc pas dissous par l'acool absolu acidulé par l'acide sulfurique, à moins qu'il ne soit détruit. L'extrait alcoolique seul traité par alcool absolu filtré puis additionné de quelques gouttes d'acide sulfurique donne un liquide trouble qui finit par fournir deux sortes de cristaux : les uns assez gros en mâcles, les autres petits en amandes, ainsi que des cristaux arrondis. Les mâcles sont formées d'aiguilles prismatiques croisées. Ces corps même après neutralisation de l'acide sulfurique par l'eau de baryte et de l'excès de celle-ci par CO^2 ne donnent rien avec la lumière et la purpurase : ce ne sont pas les chromogènes de la pourpre.

L'éthérolé résultant du lavage direct de l'extrait alcoolique par l'éther donne avec l'acide sulfurique étendu de moitié eau, une coloration verdâtre un peu brune le lendemain.

Avec l'acide azotique pur, le même éthérolé donne une couleur vert clair, d'un beau bleu le lendemain et qui revient au vert le surlendemain, puis au bleu (sans doute par effets alternatifs de la nuit et du jour.)

Le liquide éthéré ne fournit pas de cristaux liquides. La couleur verte peut être enlevée par l'éther de ses solutions aqueuses, mais elle ne donne rien par la lumière, même après addition de purpurase, ce n'est donc ni un prochromogène, ni un chromogène.

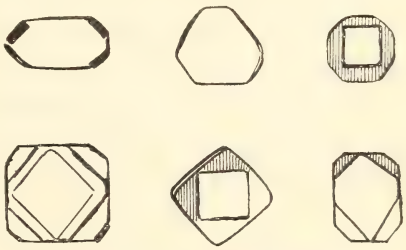


Fig. 3. — Cristaux de Purpurine.

L'extrait alcoolique repris par l'eau distillée et débarrassé des matières grasses et d'autres impuretés par des lavages à l'éther, au chloroforme et à la benzine, donne une solution renfermant le prochromogène. Ce dernier traverse les dialyseurs et le liquide dialysé le contenant, évaporé au bain-marie, fournit un extrait qui repris par l'alcool à 65° et évaporé à l'air libre et à l'obscurité, laisse déposer des cristaux à angles tronqués appartenant au système cubique (fig. 3). C'est la purpurine cristallisée, le prochromogène de la pourpre du *Murex brandaris*.

Mélangé avec la purpurase cette purpurine donne le principe vert chromogène ou *chlorobrandarine* qui se transforme en pourpre sous l'influence de toutes les radiations du spectre, sauf les jaunes (v. page 515).

Propriétés de la purpurine (1).

En raison du peu de substance isolée, je n'ai pu caractériser comme il aurait convenu, le prochromogène obtenu. On peut

(1) Cette désignation est provisoire, d'ailleurs la solution du produit en question est légèrement

dire qu'il est très soluble dans l'eau, peu ou pas dans l'alcool absolu, mais très soluble dans l'alcool à 65° ou 70°. Il paraît insoluble dans l'éther, le chloroforme et la benzine et ne passe pas à la distillation (1).

La solution aqueuse de purpurine rendue conductrice par un peu de chlorure de sodium et soumise à l'électrolyse ne donne qu'un léger trouble au pôle positif, mais si on introduit du papier imbibé de purpurase à chacune des branches du tube en U, la coloration apparaît seulement à l'électrode négative. Si l'on renverse le courant, on voit la coloration disparaître peu à peu, mais en continuant le courant, on ne voit pas dans l'autre branche apparaître la coloration bleue.

L'étude chimique des prochromogènes des pourpres est comme on le voit bien peu avancée, mais nous espérons que les indications que nous avons fournies seront de quelqu'utilité pour les chimistes qui s'intéresseront à ce côté de la question de la *pourprologie* pour me servir de l'expression de M. Dedekind

Mes premières publications sur le mécanisme intime de la formation de la pourpre ont donné lieu à une polémique, des plus courtoises d'ailleurs, avec M. Augustin Letellier, qui a publié de si nombreuses et si intéressantes recherches sur la question.

Dans une note (n° 29) parue dans les *Archives de Zoologie expérimentale*, en 1902, M. Letellier s'exprimait ainsi : « M. Raphaël Dubois a fait connaître par une note insérée au C. R. de l'Académie des Sciences du 27 janvier dernier, l'idée qu'il s'est faite du mécanisme intime de la formation de la pourpre chez *Murex brandaris*. Si j'ai bien compris cette idée se résume ainsi :

« 1° La substance ou les substances aptes à produire la pourpre donnent cette couleur sous l'action combinée d'une zymase et de la lumière ;

« 2° La lumière seule ou la zymase seule sont sans action pour

acide, il ne semble donc pas qu'il s'agisse d'une base combinée, ce serait plutôt un glucoside, car après ébullition avec un peu d'acide chlorhydrique, elle réduit la liqueur cupro-potassique.

(1) On trouvera plus loin (page 524) quelques réactions différentielles de l'extrait alcoolique des glandes à pourpres et de celui de la glande thyroïde.

transformer en pourpre les substances propres à la fournir ;

« 3° La zymase est inactive quand elle est en présence de l'alcool absolu ou quand elle a été stérilisée à l'autoclave à 120° pendant vingt minutes ».

M. Letellier, sans doute par suite du peu de développement, que j'avais été forcé de donner à ma note à l'Académie des Sciences n'avait pas bien saisi la position de la question, et par suite, il m'a argumenté sur des conclusions qui n'étaient pas les miennes.

Je ne discuterai pas les expériences de contrôle dont il donne le détail dans cette note, puisque dans une note ultérieure (n° 30), M. Letellier a reconnu de fort bonne grâce qu'il avait mal interprété le sens de ma note. Mais sa première note se terminait ainsi : « Le mécanisme intime de la formation de la pourpre chez *Purpura lapillus* est différent de celui qu'a découvert le savant professeur de physiologie de Lyon chez *Murex brandaris* ».

J'ai alors envoyé à M. Letellier des papiers imprégnés de purpurine et de purpurase au moyen desquels il a pu faire naître de la pourpre; j'y ai joint des Murex et les explications nécessaires pour préparer les deux substances. Je fus très heureux de lire dans une note (n° 30) daté de Caen, le 8 février 1903, les déclarations suivantes et d'avoir pu bénéficier du contrôle du biologiste le plus savant en « pourprologie » comme dirait M. Dedekind, l'auteur du magnifique ouvrage sur la pourpre, dont il a été question au début de ce travail.

M. Augustin Letellier disait dans cette note :

« Avec ces éléments (ceux que j'avais envoyés), j'ai pu répéter ses expériences (celles de M. R. Dubois), qui ont parfaitement réussi (*loc. cit.*, p. 4).

« Et (p. 5) en résumé, la vérification que j'ai faite se réduit à ceci : avec les éléments que M. Raphaël Dubois m'a fournis j'ai vu ce qu'il avance ».

De son côté, M. Letellier a eu l'amabilité de m'envoyer des *Purpura lapillus* avec lesquels j'ai obtenu exactement les

mêmes résultats qu'avec *Murex brandaris* et *trunculus*, ainsi que je l'ai signalé dans une note à l'Académie des Sciences en 1903 (nº 25).

D'ailleurs pour dissiper tous les doutes, s'il en existait encore, la lecture de la lettre suivante que m'adressait M. Letellier le 15 mai 1902 suffirait. Je suis certain d'avance que M. Letellier ne me reprochera pas la publication de ce document, qui est tout à son honneur et renferme un excellent exposé de la véritable position de ses belles découvertes par rapport aux miennes.

Monsieur le professeur,

« J'ai reçu mardi soir votre lettre et l'envoi que vous m'avez fait de papier imprégné de purpurine bleue et rouge (1) ainsi que le tube contenant la zymase. J'ai fait l'expérience, comme vous l'avez indiquée, *elle a parfaitement réussi*, et je m'empresse de vous l'écrire.

« Je n'ai pas encore reçu les *Murex brandaris*, mais aussitôt qu'ils seront arrivés on les mettra dans un bac où ils reprendront vie, et la semaine prochaine, à mon retour de Paris, je préparerai la zymase en suivant scrupuleusement vos prescriptions.

« Je ne doute pas après ce que j'ai vu hier et aujourd'hui, que je n'arrive à trouver ce que vous avez vous même découvert, à savoir les purpurines qui, sous l'action de la zymase deviennent dans la glande les substances photochimiques qui fournissent la pourpre par exposition à la lumière.

« Vous avez fait, j'en suis persuadé, une très belle découverte à laquelle j'applaudis des deux mains et dont je suis tout heureux de vous féliciter.

« En lisant attentivement pourtant, votre note à l'Institut j'avais compris ce que j'ai écrit en tête de la note que j'ai envoyée aux Archives. Les expériences que relatent cette note sont exactes, les substances aptes à donner la pourpre *une fois formées* n'ont besoin que de lumière pour se transformer en pourpre. Une remarque est à faire cependant, à la lumière on peut substituer la vapeur d'eau bouillante, si l'on veut transformer en pourpre bleue la substance photochimique vert pomme qui donne cette couleur bleue au soleil (2).

(1) Cela signifie susceptibles de donner de la pourpre bleue du *M. trunculus* et de la pourpre rouge de *M. brandaris*.

(2) Les frères de Negri (nº 2) avaient déjà signalé que la lumière n'est pas nécessaire pour développer la pourpre *bleue* du *Murex trunculus* et ne connaissant pas, en 1902, cette observation, je ne l'ai pas citée, quand j'ai trouvé que la pourpre de M. trunculus pouvait prendre naissance dans l'obscurité (nº 22). La matière photochimique, le propigment *vert pomme* isolé à l'état cristallisé du *Purpura lapillus* par M. Letellier et qui donne le pigment *bleu* de la pourpre de ce mollusque doit être identique à celle du *Murex brandaris*.

« Je ne connais pas d'autre excitant que la lumière pour la substance *vert cendré* donnant la pourpre rouge. Mais ce n'est pas cela que vous avez découvert, vous avez étudié non les conditions dans lesquelles les substances photochimiques se transforment en pourpre, mais ce qui se passe dans la cellule pour produire ces mêmes substances photochimiques. C'est là une étude tout à fait nouvelle et vous êtes en train de faire une découverte dont je vous félicite bien sincèrement.

« Je ne doute pas que vous n'arriviez à trouver avec les Purpura qu'on va vous envoyer les mêmes résultats qu'avec le Murex brandaris. Si je n'ai pas trouvé votre zymase et les purpurines c'est parce que n'ayant pas compris ce que voulait dire votre note à l'Institut, j'ai cherché à prouver que les substances photochimiques une fois formées n'ont besoin que de lumière pour donner de la pourpre. Or les glandes à pourpre contiennent :

« 1° Une certaine quantité de substances photochimiques solubles dans l'alcool et qui, extraites des glandes donnent au bout d'un temps plus ou moins long de la pourpre. Il aurait fallu attendre plusieurs jours que la transformation en fut complètement effectuée pour trouver ;

« 2° Les purpurines et la zymase qui réunies, à la lumière ou dans l'obscurité, forment les substances photochimiques.

« Evidemment la production d'une certaine quantité de produits photochimiques a lieu dans l'obscurité chez les animaux vivants, puisqu'on en trouve toujours de tout formés dans les glandes à pourpre. Et avec les papiers et la zymase que vous m'avez envoyés, j'ai pu en faire aussi dans l'obscurité. (1).

« J'ai mis sur des bandes de papier imprégné de purpurine de la zymase et j'ai laissé en contact pendant cinq heures dans l'obscurité. Au bout de ce temps, j'ai mis le tout dans l'autoclave à 120° pendant vingt minutes. Comme je l'avais prévu, la pourpre bleue a pris naissance en l'absence de la lumière et la pourpre rose s'est manifestée à la lumière quoique la zymase fut stérilisée.

« Ces deux résultats sont démonstratifs, la zymase agit sur la purpurine dans l'obscurité.

« Quand j'aurai préparé les papiers et la zymase avec *Murex brandaris*, je vous en ferai part. Je vous prie de vouloir bien agréer avec toutes mes félicitations pour vos belles recherches, l'expression de mes meilleurs sentiments.

« A. Letellier ».

Dans une autre lettre du 17 juin 1902, M. Letellier m'annonce qu'il a préparé la purpurase du *Purpura lapillus* par mon procédé et qu'il a constaté, ce que j'ai vérifié depuis grâce aux

(1) Il y avait avec les papiers imprégnés de purpurine de *M. brandaris*, des papiers imprégnés de purpurine de *M. trunculus*. Ce sont ceux-là qui ont donné de la pourpre dans l'obscurité.

coquillages qu'il a eu l'obligeance de m'envoyer, que la purpurase en question donne de la pourpre rouge avec la purpurine du *Murex brandaris* et du bleu avec celle *Murex trunculus*. Ce résultat est intéressant parce qu'il montre qu'une seule zymase peut donner avec les deux purpurines que contient le *Purpura lapillus* à la fois un pigment rouge et un autre bleu.

Enfin le 7 avril 1903, M. Letellier m'écrit :

« Vous avez désiré voir publier dans les « Notes et Revues » des archives de Zoologie une seconde note sur mes observations au sujet de la pourpre. Je vous en envoie un tirage à part que j'ai reçu ce matin, je crois que ma rédaction rend à votre travail à la fois si original et si intéressant l'hommage qui lui est dû.

Je suis etc...

« A. Letellier ».

J'ai pris la liberté de publier ces documents non seulement pour l'intérêt scientifique qu'ils présentent, mais encore et surtout parce que c'était la meilleure réponse à faire à ceux qui ont prétendu qu'entre M. Letellier et moi il existe des divergences. C'est absolument le contraire de la vérité. Nos recherches réciproquement contrôlées se complètent même de la manière la plus heureuse et il serait bien désirable que l'on n'eût jamais dans sa vie scientifique que des controverses aussi courtoises et d'une aussi grande bonne foi que celles qui m'ont procuré le plaisir de mieux connaître et de mieux apprécier encore l'auteur des belles recherches sur la pourpre du *Purpura lapillus*.

VII. — Recherches sur l'action de la lumière dans la production de la Poupre, teinture, purpuro-photographies.

Ce qui, jusqu'à présent, a jeté la plus grande confusion dans l'histoire du pigment ou plutôt des pigments de la pourpre, c'est que les auteurs ont confondu sous la dénomination de « pourpre » des produits, en général complexes, de compositions

différentes et d'origines diverses. Il ne faut comparer que ce qui est comparable.

On doit diviser les sécrétions purpurines en trois catégories bien distinctes :

1° Sécrétions colorées au moment de l'émission par le mollusque qui les produit (*Aplysia depilans*, par exemple).

2° Sécrétions colorées au moment de l'émission de la matière purpurigène, mais pouvant se colorer sans le secours de la lumière (*Murex trunculus*) (1) ;

3° Sécrétions non colorées au moment de l'émission mais ne se colorant pas dans l'obscurité et seulement avec le secours de la lumière (*Murex brandaris*, *Murex erinaceus* (? ?), *Purpura hœmastoma*, *Purpura lapillus*).

Dans ce chapitre, nous n'aurons à nous occuper que de la troisième catégorie de propigments.

Les anciens n'ont pas parlé de la propriété photographique de la Pourpre, mais ils savaient que la lumière solaire rend la Pourpre plus belle, ravive la couleur : « *Gaudet hœc eadem tinctura in sole versari, nam ab eo radiata illuminatur et magis enitescit et lux eam inflammat splendorem ejus reddit pleniorem, splendidiorem et cœlesti igne coruscantem* ». (Pachimero).

Réaumur, Cole, Plumier et d'autres observateurs de la fin du XVIIe siècle ont noté l'action de la lumière solaire et les diverses teintes par lesquelles passe la sécrétion des mollusques de la troisième catégorie pour devenir de la pourpre. Duhamel, en 1736, l'a mieux comprise et étudiée que ses prédécesseurs; il a même essayé l'action des lumières colorées et vu que sous le bleu la pourpre se développe bien. Francesco Zantedeschi aurait, d'après A. et G. de Negri, indiqué le pouvoir photographique de la pourpre avant de Lacaze-Duthiers, mais celui-ci paraît être le premier à avoir fait des photographies véritables avec le mucus de l'organe purpurigène étendu sur du papier avec un pinceau.

(1) Certains auteurs ont prétendu que la lumière avive la couleur de la pourpre de M. trunculus. A. et G. de Negri ont nié cette action.

De Lacaze-Duthiers a eu le tort d'attribuer le pouvoir photographique au mucus de *Murex trunculus*, de reprocher à Duhamel d'avoir comparé l'action de la lumière sur la substance purpurigène à celle qu'elle exerce sur des pêches, des pommes d'Api et de comparer des choses qui ne sont guère comparables : dans ce cas, dit-il, c'est l'action solaire sur la matière soumise à la vie, dans l'autre, c'est cette même action sur des produits qui ont cessé d'être sous l'influence de la « *force vitale.* » De Lacaze a dit que jamais le manteau des pourpres ne se colore pendant la vie, mais c'est encore une erreur démontrée par Letellier par l'ablation ou la décalcification de la coquille.

A. Letellier a recherché par un procédé plus scientifique que celui employé par Duhamel l'influence des lumières colorées.

Cet auteur, a cherché dans le spectre de l'arc voltaïque quelles sont les radiations les plus actives sur la sécrétion du *Purpura lapillus.*

Les rayons bleus les moins réfrangibles et les rayons verts seraient sans action sur les corps qui produisent la pourpre. Toutes les autres radiations sont efficaces et non seulement on doit compter parmi elles les rayons ultra-violets, dont le pouvoir photo-chimique est bien connu, mais encore les rayons infra-rouges qui exercent sur les substances donnant la pourpre une action presqu'aussi énergique que les ultra violets et violets.

La pourpre commence à apparaître à l'intérieur des tubes exposés aux rayons infra-rouges, rouges, orangés et jaunes. Dans les tubes scellés, les particules de pourpre se déposent lentement et forment des colonnes de différentes hauteurs, suivant l'activité plus ou moins grande des radiations. En relevant les hauteurs de ces colonnes et en réunissant les sommets par une courbe, celle-ci est une parabole.

Letellier a cru pouvoir en tirer la loi suivante :

L'intensité de l'action chimique des radiations rouge sombre et infra-rouge est proportionnelle à la racine carrée de la distance du rayon considéré au rayon jaune, où com-

mence l'action, elle présente un maximum dans l'infra-rouge.

Le même auteur pense que si l'on connaissait l'action chimique de la lumière sur la substance qui fournit le rouge carmin après insolation, on pourrait dire la relation qui lie l'intensité photogénique des radiations jaunes, orangées, rouges et infra-rouges à leur longueur d'onde. Peut-être même serait-il possible d'assigner une limite au spectre chimique infra-rouge.

J'ai pu réaliser en partie cette condition expérimentale en opérant avec les produits photogènes élémentaires de la glande de M. brandaris (n° 36). Dans une série de tubes à essais, on verse un même volume d'une solution aqueuse de purpurine cristallisée ; dans chacun d'eux, on ajoute une égale quantité de pseudo-solution de la zymase purpurase. On agite rapidement le mélange et on plonge aussitôt le tube qui le contient dans un flacon renfermant une solution colorée (1).

Très rapidement le mélange prend une teinte verte par formation du chromogène laquelle se transforme plus ou moins vite suivant la couleur du liquide dans lequel il est immergé.

Dans la lumière blanche, la couleur du mélange devient rouge rapidement, dans la lumière bleue, moins rapidement ; dans la lumière verte moins vite que dans la lumière bleue ; dans la lumière violette moins vite que dans le vert, dans la lumière rouge, la coloration pourpre apparaît tardivement et *dans le jaune, elle ne se montre pas.*

Le lendemain, le tube exposé à la lumière blanche, c'est-à-dire immergé dans un flacon ne renfermant que de l'eau pure, présentait une belle couleur pourpre. Dans le violet, le bleu et le vert, ils étaient assez colorés, le tube immergé dans le rouge l'était toujours peu et *dans le jaune pas du tout.*

Dans la matinée de la veille, j'avais déjà remarqué que la nuance n'était pas identique dans les divers tubes. Dans la lumière blanche, la solution était fortement colorée en rouge vineux, en pourpre ; dans le bleu et le vert, elle était plus bleuâtre

(1) Je me suis servi des mêmes solutions colorées que pour mes recherches sur l'action de la lumière sur le pigment vert de Bonellie (v. page 573).

rappelant un peu la pourpre du *Murex trunculus*, dans le rouge, la coloration était groseille, et dans le violet un peu plus violacée que dans le bleu.

Le mélange de purpurine et de purpurase avait déjà viré au vert quand on l'a mis dans la lumière jaune, ce qui n'a pas empêché la substance verte de conserver sa couleur et de se déposer dans la solution aqueuse où elle s'était formée et d'où il a été facile de l'extraire par l'éther. On a ainsi un procédé facile de préparation de chlorobrandarine pure sans avoir recours à la chambre noire.

Avec la solution de purpurine du M. brandaris dans l'alcool à 85°, on peut facilement teindre les étoffes de laine.

On fait bouillir avec de l'eau de savon de la flanelle blanche et on la lave à grande eau pour enlever toutes les impuretés, ensuite on la fait bien sécher. Quand elle est sèche, on l'immerge dans la solution alcoolique de purpurine : l'étoffe est séchée à l'air libre et à la lumière. Il ne se produit aucune coloration. Quand toute trace d'alcool a disparu, on trempe la flanelle dans une quantité de colloïdo-solution de purpurase juste suffisante pour imbiber l'étoffe. On l'expose ensuite au soleil. La flanelle se colore rapidement en pourpre, elle est teinte d'une manière indélébile. On traite par l'eau bouillante et on sèche. L'étoffe préparée comme je viens de le dire permet aussi d'obtenir des *photographies*.

Pour cela, il suffit, aussitôt qu'elle a été imprégnée de purpurase, de l'exposer au soleil après l'avoir recouverte d'un cliché négatif. Toutes les parties frappées par la lumière blanche apparaissent en rouge pourpre plus ou moins saturé. Quand le tirage paraît suffisant, on fixe l'image en faisant bouillir la flanelle dans l'eau. La purpurase est détruite et la purpurine inaltérée dissoute, on lave à l'alcool et on sèche.

Pendant l'impression, la flanelle doit être maintenue humide et bien appliquée contre la face du cliché qui ne porte pas la gélatine.

Avec des clichés en couleur obtenus par le procédé Lippmann

et qui m'ont été gracieusement offerts par MM. Lumière, on obtient des nuances variées : du rouge, du vert, du jaune, parfois même du bleu, malheureusement ces teintes, d'ailleurs difficiles à fixer, ne correspondent pas à celles du cliché.

Il est curieux de noter, en passant, que la lumière blanche produit ici un pigment rouge alors qu'elle détruit le pigment vert de Bonellie (v. page 579).

Les renseignements que nous possédons sur la manière dont procédaient les anciens pour teindre les étoffes en pourpre sont incomplets et d'après leurs descriptions généralement confuse, il est probable qu'il existait un grand nombre de recettes particulières et que l'on mélangeait les organes des Murex entre eux, ou avec ceux des Purpura, ou encore avec d'autres matières colorantes.

Pline dit que la laine était immergée dans un *bain encore jaune et vert et que la lumière et l'air faisaient le reste.*

Il est digne de remarquer que l'on opère encore de cette façon pour la teinture avec l'indigo végétal. Les auteurs anciens indiquent que l'on plongeait les organes aussitôt extraits dans le sel et dans le miel. Ces agents avaient certainement pour effet de retarder la putréfaction et de faciliter la sortie des sucs de la glande. Mais, en outre, l'on sait que le sel, le miel ou sucre et toutes les substances déshydratantes ont pour effet de paralyser l'action des zymases, comme l'alcool, qui est lui-même un déshydratant et que nous employons dans notre mode de préparation. L'action de la purpurase sur le prochromogène se trouvait ainsi retardée de sorte que ces deux corps pouvaient se trouver en présence sans que le propigment ou chromogène prenne naissance, ce qui facilitait certainement les manipulations. Cette action empêchante des déshydratants : sel, sucre ou miel, alcool s'explique simplement et est facile à démontrer avec la purpurase. Les granulations-ferments se gonflent dans l'eau et forment des vacuolides au sein desquelles apparaissent les grains de pigment (fig. 1, p. 503). Si le gonflement par hydratation est impossible, l'action fermentative

est empêchée ou suspendue. C'est aussi ce qui explique pourquoi elle n'est pas détruite définitivement et pourquoi les vacuolides-ferments, en suspension dans un liquide aqueux, sont précipitées par les déshydratants, qui, en les contractant, augmentent leur densité relative.

Lorsque les sucs avaient abandonné l'organe puripurigène, les teinturiers antiques ajoutaient de l'eau : la réaction commençait alors et on obtenait le bain *jaune-vert*, dont parle Pline. Quand le degré voulu était atteint, on faisait bouillir la liqueur dans des chaudières de plomb : la purpurase était détruite et en écumant le bain, on enlevait les détritus organiques. Il ne restait alors que le propigment ou chromogène, la chlobrandarine, dans le cas du Murex brandaris; on immergeait dans ce bain la laine dégraissée et peignée et « la lumière et l'air faisaient le reste. » On faisait ensuite bouillir la laine pour enlever l'odeur fétide qui prend naissance pendant ces réactions et d'autres impuretés.

La connaissance de la purpurase et du prochromogène explique bien les pratiques empiriques des anciens qui ont tant intrigué les auteurs modernes. Il est infiniment probable que le produit que l'on conservait pour la teinture des étoffes ne devait pas être rouge, mais vert-jaune ou incolore et qu'il était conservé dans du sel ou du miel à l'abri de la lumière. Car on ne réussit pas à imprégner avec de la pourpre toute formée les fibres de laine ou autres. Ce qui fait la solidité de cette teinture, comme celle de l'indigo végétal, d'ailleurs, c'est que la réaction qui donne naissance au pigment se fait dans l'intérieur même de la fibre qui en est ainsi, non pas superficiellement, mais profondément, intimement pénétrée, imprégnée.

La couleur que nous avons obtenue par notre procédé avec *Murex brandaris* est amarante tirant sur le groseille. Mais il est évident que par des mélanges avec *Murex trunculus* on pourrait obtenir les *teintes pourpres* les plus variées.

Si l'on trouvait utile de rechercher la teinture pourpre pour l'industrie, il serait donc préférable de s'appliquer à faire la

synthèse des prochromogènes ou purpurines et de les transformer au sein même des fibres textiles en chromogènes, puis en pigments.

VIII. — Fonction et fonctionnement de la glande purpurigène. — Le venin de la pourpre.

Avant nos recherches, on n'avait pu faire que des hypothèses sur le rôle ou les rôles de la glande à pourpre. C'est bien une glande sécrétante, mais à quoi peut servir cette sécrétion ? Letellier dit qu'elle a pour objet de colorer la bouche : le fait ne paraît pas constant chez *Purpura lapillus*, mais il l'est chez *Purpura hœmastoma*, comme son nom l'indique. Cette remarque a fait penser à Letellier que d'autres causes que la lumière peuvent développer le pigment rouge, puisqu'il s'en forme dans des parties protégées par la coquille. Chez Murex trunculus, l'orifice de la coquille est violacé, mais celui de Murex brandaris n'est pas coloré. On a émis également l'opinion que les produits infects qui se produisent au moment de la formation du prochromogène par la purpurase sont utiles à la reproduction, les glandes à pourpre sont plus actives au printemps qu'en été et chez les animaux dioïques, les mâles et les femelles en possèdent.

De Lacaze-Duthiers a dit, sans en fournir aucune preuve d'ailleurs, que cette glande n'était pas un rein. La présence d'une zymase existant *dans le produit sécrété*, comme nous le verrons plus loin, indiquerait qu'il ne s'agit pas d'un liquide purement excrémentiel, comme l'urine.

D'autre part, son siège à l'entrée de la cavité branchiale peut faire penser qu'elle a un ou même plusieurs rôles au point de vue du fonctionnement général de l'organisme. On sait bien que la glande hypobranchiale de Pholade dactyle est un organe photogène, de même que la glande à pourpre est un organe chromogène, mais la situation des organes photogènes dans le siphon aspirateur, comme celui des organes purpurigènes

à l'entrée de la cavité palléale, près des branchies et de l'entrée des voies digestives, font présumer un rôle plus général, qu'il faudrait étudier chez des organismes ni photogènes ni chromogènes, c'est-à-dire en dehors de toute fonction spéciale.

C'est en cherchant à nous éclairer sur ce côté de la physiologie de la glande à pourpre que nous avons découvert son rôle de *glande à venin*, ce qui ne l'empêcherait pas d'être aussi, par exemple, une glande digestive.

Par l'alcool, on peut extraire des glandes à pourpre des *Murex trunculus* et *brandaris* un poison très actif. Pour cela, aussitôt détachées de l'animal, les glandes sont broyées avec de l'alcool à 90° et du sable de grès lavé : le liquide alcoolique filtré est évaporé à l'air libre dans des assiettes au bain-marie ; il abandonne un liquide brun jaunâtre huileux. Il suffit d'en injecter quelques gouttes sous la peau ou dans un des sacs lymphatiques d'une grenouille pour provoquer des accidents toxiques bien caractérisés, quand l'extrait est fraîchement préparé surtout. On voit survenir assez rapidement de la parésie et de la lenteur des mouvements : l'animal présente encore des réflexes, mais il ne peut plus sauter. Si la dose n'est pas trop forte, cet état de parésie peut durer plusieurs heures, les mouvements du cœur continuent et le sujet peut se rétablir. Mais le plus souvent, à la parésie succède une paralysie complète. On se croirait en présence d'un animal curarisé. Pourtant le venin de la glande à pourpre n'est ni curarisant, ni cardiaque. Le cœur, les muscles, les plaques motrices, les nerfs moteurs et sensitifs sont respectés : les centres nerveux seuls sont atteints, l'encéphale principalement. L'animal meurt lentement, sans convulsions. Quand il doit se rétablir, le cœur continue à battre et parfois au bout de 24 heures seulement la motricité générale se rétablit peu à peu.

Ce poison est extrêmement actif chez les poissons d'eau de mer et d'eau douce (*Gobies, Cyprins*). Il arrive qu'après une injection de quelques gouttes, l'animal est complètement paralysé au bout de quelques secondes et meurt aussitôt.

J'ai eu l'occasion de surprendre un *Murex brandaris* en train de dévorer un *Hippocampe* (*Hippocampus guttulatus*). Celui-ci complètement paralysé, portait sur le côté du corps, vers la partie moyenne, deux perforations des téguments ; une petite, par où avait dû pénétrer le poison destiné à immobiliser l'animal et l'autre plus large sur laquelle le Murex avait appliqué sa bouche pour se repaître de sa proie.

On sait que certains Murex, connus sous le nom de « bigorneaux perceurs » (*M. erinaceus, entre autres*), ont coutume de percer les coquilles des huîtres, des moules et sans doute d'autres mollusques. En général, la perforation est petite et ne serait pas suffisante pour que le Murex puisse attirer au dehors tout le corps de l'animal : il est donc probable qu'il introduit par cette ouverture le poison paralysant et profite ensuite de l'inertie de sa victime, dont les valves s'entr'ouvrent, pour la dévorer à son aise.

L'injection de doses même plus élevées chez les petits vertébrés n'a pas produit d'action bien marquée sur la motricité, mais peut-être nos expériences n'ont-elles pas été assez nombreuses. Une injection de ce poison dans la veine jugulaire d'un petit chien a montré que la pression intravasculaire s'abaissait presqu'immédiatement d'un tiers de sa valeur primitive : les battements du cœur sont accélérés, leur amplitude diminuée et leur forme est renversée (v. fig. 2, p. 522).

Les Murex sont consommés en grande abondance sur la côte et jamais aucun accident provenant de leur consommation n'a été signalé, à notre connaissance. Le poison paraît exister dans le sang du *Murex trunculus*, car à la suite de l'injection de ce dernier à un cobaye, on a observé une respiration précipitée, du tremblement, puis de la torpeur.

En 1907, MM. Roat et Niederstein (n° 13) ont annoncé qu'ils venaient de découvrir dans la glande à pourpre un principe vénéneux et, dans la communication qu'ils ont faite la même année, au congrès international de physiologie à Heidelberg, ils ont ajouté

que la structure de cet organe, chez Purpura lapillus, n'est pas connue. Il est évident que ces auteurs étaient bien peu au courant de la bibliographie touchant la question qui les intéressait.

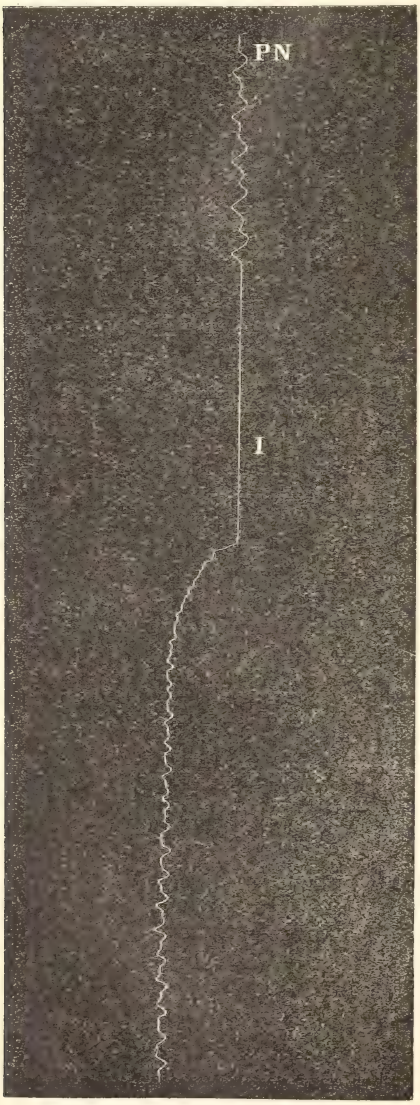


Fig. 2. Action hypotensive du venin du *Murex brandaris*. PN, pression normale ; I, injection de venin.

Ils comparent le poison qu'ils ont extrait à l'adrénaline bien que Vincent, qui a fait l'étude de la physiologie comparée des capsules surrénales, dit n'avoir pu trouver chez les invertébrés, ni même chez les téléostéens et les ganoïdes une « pressor substance » comparable à l'adrénaline (n° 14).

Roat et Niederstein ont dit qu'en faisant bouillir la glande à pourpre avec un mordant et du calicot, ce dernier était teint en vert, ce qui indiquerait d'après Liebermann et Kostaneck, la présence d'un o-di-hydroxyphénol, ce qui a fait supposer aux auteurs précités que l'on pouvait trouver dans ces gastéropodes et dans d'autres, une substance analogue à l'adrénaline.

J'ai fait observer en 1907 (n° 15) qu'il ne fallait pas s'appuyer sur ce fait pour établir une homologie et une analogie entre les glandes surrénales et les glandes hypobranchiales. L'action du principe venimeux des glandes à pourpre, qu'il s'agisse de celles des *purpura* ou de celles des *murex*, n'est pas comparable à celle d'adrénaline. Il résulte, en effet, des recherches d'Alezais et de F. Arnauld (n° 16) que j'ai pris la peine de contrôler, que les injections d'extrait frais de capsules surrénales pratiquées sur un grand nombre de grenouilles n'ont donné que des résultats négatifs et que les symptômes immédiats ont été à peu près nuls.

Les essais que j'ai faits également sur la grenouille avec de l'adrénaline de Parke, Davis et C°., pourtant avec des doses assez fortes, m'ont conduit aux mêmes conclusions. Loin d'avoir une action hypertensive, comme l'adrénaline, on a vu plus haut que le venin de la pourpre est fortement hypotensif chez le chien (v. p. 522).

L'action du poison de la glande à pourpre se rapprocherait beaucoup au contraire de celle du poison qui a été signalée par MM. Livon et Briot dans l'extrait des glandes salivaires des Céphalopodes, et il est bien possible que les glandes à pourpre pour des raisons indiquées plus haut jouent un rôle analogue à celui des glandes salivaires.

Au point de vue physiologique, il n'y a donc pas d'analogies. Au point de vue chimique en est-il de même ?

Les auteurs en question ont isolé les glandes et en ont fait un extrait avec de l'eau contenant des traces d'acide acétique. Fraîchement préparé, cet extrait était pourpre, mais peu à peu il est devenu bleu. Ce produit aurait donné des réactions analogues à celles de l'adrénaline, mais apparaissant beaucoup plus lentement et durant plus longtemps. Une petite quantité a été placée dans trois tubes à réaction : le premier a été additionné de solution diluée de perchlorure de fer et a donné une couleur rouge-orange sale, qui graduellement est devenue verte ; en 16 heures, la couleur était bien développée : elle a graduelle-

ment disparu au bout de 24 heures ; le second, additionné de soude caustique n'a pas changé d'abord, mais une couleur rose s'est graduellement développée ; elle était vue facilement au bout de 16 heures et bien marquée après 24 heures.

Quant au troisième tube, une goutte de solution de sulfate de cuivre additionnée de cyanure de potassium a donné instantanément une couleur rouge, avec précipité qui se redissout, mais au bout de 24 heures la couleur rouge est encore bien développée.

Ces réactions indiqueraient, d'après les auteurs en question, une substance ayant une constitution « quelque peu » analogue à l'adrénaline.

En jetant les regards sur le tableau suivant, on peut se convaincre que s'il existe certaines analogies, il y a aussi des réactions différentes pour les deux produits.

RÉACTIFS	Extrait hydro-alcoolique du venin de Murex brandaris additionné de traces d'acide chlorhydrique	Solution aqueuse d'adrénaline avec traces d'acide chlorhydrique
Action de l'air.	Rien.	Coloration rose, puis brun foncé.
Acide osmique (10 gouttes de solution à 1/500).	Coloration alicante passant rapidement au rouge vineux sale.	Léger verdissement brunissant rapidement.
Acide chromique (5 gouttes solution à 1/200).	Coloration alicante se fonçant rapidement.	Coloration jaune serin.
Acide azotique pur.	Coloration très légèrement verdâtre.	Coloration légèrement verdâtre fugace.
Eau iodée.	Coloration rose.	Rien.
Lessive de potasse.	Coloration olive très claire, pas d'odeur.	Très légère coloration rose fugace, odeur urineuse.
Acide chlorhydrique pur.	Décoloration de la teinte jaunâtre primitive.	Au bout d'une heure, légère coloration rose à la surface.
Bichlorure de mercure (solution aqueuse saturée).	Coloration rosée au bout d'une heure.	Rien.
Perchlorure de fer liquide (1 goutte pour 5 c. c.).	Coloration verte instantanée, puis brunissement rapide.	Coloration orangée.
Liqueur de Fehling.	Forte réduction.	Ne réduit pas.
Purpurase.	Coloration pourpre à la lumière.	Rien.

De ce qui précède on doit conclure qu'il n'y a aucune identité ni physiologique, ni chimique entre le poison que j'ai découvert dans la glande à pourpre et l'adrénaline.

Le mode employé pour extraction de ce poison par MM. Roat et Niederstein est d'ailleurs mauvais, puisqu'ils obtiennent un produit qui se modifie spontanément. On peut se demander si les divergences qui existent entre nous ne tiennent pas, en partie, à ce que ces expérimentateurs n'ont pas opéré avec des produits de transformation, toxiques également, du venin préexistant dans la glande à pourpre.

Les auteurs anciens savaient que pendant la formation de la pourpre, en dehors de l'organisme, il se dégage une odeur fétide qui était caractéristique du quartier des pourpiers à Tyr.

Tous les auteurs, ou à peu près, qui se sont occupés de la pourpre l'ont signalée, la comparant à celle de l'asa fétida, de l'ail, de la pierre à fusil, etc. Letellier s'est appliqué à isoler cette substance odorante de 6.000 bandelettes de glandes du *Purpura lapillus*. Il les mit dans de l'eau recouverte d'une légère couche d'éther et agitait de temps en temps à la lumière. L'éther s'est emparé de la substance odorante, qui a laissé un résidu abondant composé en partie de stéarine. Le résidu traité par quelques gouttes d'acide de Nordhausen a pris une couleur rosée, qui parfois autour des taches est devenue d'un rouge pourpre admirable. Le résidu éthéré renferme du soufre. Il conclut de l'odeur et de la présence de traces de soufre, qu'il s'agit de sulfure d'allyle. Mais il dit que ce n'est pas le seul corps qui prend naissance, on peut démontrer la présence d'un cyanure ou d'un sulfocyanure.

Après s'être assuré que l'extrait éthéré ne contient pas de sels ammoniacaux, on chauffe avec la potasse alcoolique ; on obtient immédiatement un dégagement d'ammoniaque ou bien on chauffe le résidu en présence de sulfhydrate d'ammoniaque vieux et à la liqueur filtrée, on ajoute du perchlorure de fer : la coloration rouge sang du sulfocyanure apparaît aussitôt.

On peut encore soupçonner la présence de carbamides, de sulfocarbamides, parce que l'eau, après plusieurs précipitations des albuminoïdes par l'alcool, renferme un corps réducteur qui agit sur le chlorure d'or comme l'acide formique en présence de la lumière.

Considérant que les *Murex* sont des animaux carnivores, que la glande à pourpre, en relation plus ou moins directe avec la glande anale est une glande servant à la fois à une sécrétion et à une excrétion, comme la salive, la bile, etc. ; que, d'autre part, elle produit un mucus qui, après sa sécrétion, se modifie en donnant une ou des substances aromatiques, dont l'odeur est plus proche de celle du scatol et de celle de l'indol que de celle de l'ail, de l'asa fœtida et des sulfures ou sulfocyanure d'allyle, j'ai recherché si ce produit aromatique ne serait pas dû à la présence du scatol ou de l'indol ou des deux à la fois.

Cette recherche était indiquée pour une autre raison, à savoir que plusieurs auteurs ont considéré la pourpre comme un mélange d'indigo bleu et d'indigo rouge. D'autre part, j'ai constaté que l'indol impur ou altéré, donne naissance sur des papiers à filtrer imprégnés de sa solution alcoolique et exposés au soleil, à une couleur rouge qui se rapproche beaucoup de celle de la pourpre de *Murex brandaris*.

A cet effet j'ai procédé de la manière suivante :

Les glandes à pourpre d'une centaine de *Murex brandaris* ont été détachées et broyées avec du sable de grès blanc et de l'eau jusqu'à parfaite division. J'ai ensuite introduit le magma siliceux dans une cornue et j'ai distillé au bain-marie. Il a passé à la distillation un liquide incolore, d'une *forte odeur aromatique* semblable à celle qui se produit ordinairement pendant la formation du pigment pourpre. Le liquide resté dans la cornue était teinté de rose.

Des glandes de *Murex trunculus* ayant subi un traitement semblable ont été distillées à feu nu vers 100°; il a passé un liquide irisé ayant aussi la forte odeur aromatique du précé-

dent. Le liquide resté dans la cornue, d'abord incolore, avait pris rapidement une teinte bleu foncé.

Le distillat a été, après les deux opérations, agité avec de la benzine, qui a enlevé le principe aromatique ; on a décanté le liquide benzénique et on y a recherché la présence du scatol et celle de l'indol.

Dans la liqueur benzénique on a versé :

Solution de nitroprussiate de potasse à 5 %.....	10 gouttes.
Solution de soude caustique à 30 %.....	5 gouttes.
Acide acétique.....	10 gouttes.

La solution purpurique benzénique a donné au niveau de sa séparation avec le réactif une coloration rouge avec anneau vert. Par le même procédé, on a obtenu avec l'indol un bleu intense, et rien avec le scatol.

En opérant de même avec dix centimètres cubes de la liqueur benzénique et une solution de nitrate de soude à 2 %, à laquelle on avait ajouté quelques gouttes d'acide sulfurique, on n'a eu aucune coloration.

Avec la solution benzénique de scatol, on n'a eu également aucune coloration, mais avec celle d'indol, il s'est formé des flocons rouges.

Avec le réactif diméthylaminobenzaldéhyde, en opérant comme on fait pour la recherche du scatol, on a obtenu avec dix centimètres cubes de la solution benzénique purpurique deux anneaux rose foncé : la coloration a augmenté avec le temps.

Avec le scatol, il s'est produit une teinte bleu-violacé et avec l'indol un rouge intense.

Avec l'extrait alcoolique des glandes du *Murex brandaris*, celui des glandes du *Murex trunculus* et celui des glandes homologues photogènes de *Pholas dactylus*, on a pu obtenir des réactions parfois analogues à celles du scatol, mais non comparables à celles que donne l'indol dans les mêmes conditions.

M. Porché, professeur à l'Ecole vétérinaire de Lyon, dont la compétence en cette matière a été établie par de belles recherches, n'a trouvé dans l'extrait alcoolique de *M. brandaris*, que nous lui avons fourni, ni indol, ni scatol. L'isatine chlorhydrique n'a donné ni avec l'extrait alcoolique, ni avec ce dernier repris par l'eau, et à chaud, aucun indice d'indirubine, ce qui signifie que la glande ne renferme pas de chromogène indigotique, d'après ce savant.

« Je ne pense donc pas, m'écrit M. Porché, que la pourpre soit un mélange d'indigo bleu et d'indigo rouge, de telles couleurs sont vraiment trop faciles aujourd'hui à identifier ».

Pourtant, comme nous l'avons vu à propos de la chimie de la pourpre, que plusieurs auteurs ont incliné à penser que la pourpre est composée de principes indigotiques ou bien de produits très voisins de ces derniers.

C'est, croyons-nous, décidément cette dernière opinion qu'il faut adopter. Il appartient maintenant au chimiste d'en fixer la composition exacte et aussi les transformations successives que subit le prochromogène pour arriver à l'état de pigment : il est certain qu'à présent, on y pourra parvenir facilement en partant de ce dernier et il n'y a plus lieu de se montrer aussi pessimiste que M. Letellier quand il disait, trop modestement, à propos de ses belles recherches (n° 10, p. 385). « Rien ne prouve qu'on n'arrivera jamais à transformer la pourpre en ses substances génératrices : en tous cas, nos efforts pour y arriver n'ont jamais conduit, après de longues et patientes manipulations qu'à un résultat entièrement insignifiant au point de vue pratique ».

On y arrive facilement, mais seulement en suivant la marche inverse de celle qui a été adoptée par tous les chercheurs jusqu'à présent et, au lieu de vouloir réduire le pourpre en ses génératrices, il fallait partir du prochromogène pour remonter à la pourpre. Quant au problème physiologique, il nous paraît résolu aussi complètement que possible, puisqu'il se trouve réduit, en dernière analyse, à une action zymasique. L'étude

attentive de celle-ci a même jeté une vive lumière sur la connaissance du mécanisme intime de l'activité des zymases puisque nous avons assisté, *de visu*, à l'apparition de grains de pigments au sein des vacuolides-ferments (v.p. 483, 484, 503).

Le mécanisme physiologique de la sécrétion elle-même a été aussi complètement élucidé. Il est le même que celui de la sécrétion photogène chez la Pholade dactyle. L'étude de l'organe chromogène du *Murex brandaris* nous a donné, au point de vue philosophique, une grande satisfaction. Elle nous a permis, en effet, d'établir des homologies anatomiques et des analogies physiologiques très intéressantes entre la glande à pourpre, dont le produit se modifie chimiquement en absorbant des radiations lumineuses et la glande photogène de *Pholas dactylus*, dont la sécrétion se modifie chimiquement en émettant au contraire de la lumière.

Le fonctionnement des deux glandes a un effet final énergétique inverse, pourrait-on dire, et cependant leur mode de fonctionnement est presqu'identique. Ceci montre nettement combien la Nature obtient facilement des effets extrêmement variés avec des moyens très simples et très généraux.

Entre temps, nous avons découvert le rôle de *glande à venin*, utile pour l'attaque et sans doute pour la défense, de l'organe chromogène, comme l'est, d'une autre façon, l'organe photogène de la Pholade.

Mais ce qu'il y a de particulièrement saisissant, c'est de voir des animaux fabriquer des matières colorantes très voisines (identiques pour quelques auteurs) avec les indigos bleu et rouge des végétaux par le même procédé zymasique. C'est un des exemples les plus curieux que je connaisse d'un phénomène commun aux animaux et aux végétaux, c'est-à-dire de la physiologie générale.

XI. — Recherches sur le pigment rouge d'Asterias rubens.

Sauf en ce qui concerne l'hémoglobine, on ne sait que très peu de chose sur le rôle que jouent les pigments rouges dans les organismes, on pourrait même dire qu'on ne sait rien. On ignore également, sauf maintenant pour la pourpre, leur mode intime de formation.

Pourtant le nombre des animaux possédant des pigments rouges, surtout parmi les invertébrés et particulièrement les invertébrés marins, est extrêmement grand. G. Pouchet avait divisé ces derniers en deux grandes séries : la *série érythrique* et la *série cyanique*. Il serait bien désirable qu'une étude d'ensemble fut faite sur les pigments tégumentaires des animaux marins.

J'ai fait quelques recherches sur le pigment rouge d'*Asterias rubens* Chiaje, que je crois devoir rappeler ici (n° 36). Cette belle astérie, fort commune dans la baie du Lazaret, à Tamaris-sur-Mer, possède, à l'état naturel, une magnifique couleur rouge-orangé qui lui a valu le nom qu'elle porte.

Aussitôt après en avoir retiré quelques-unes de l'eau de mer, je les ai lavées rapidement à l'eau douce et laissé ensuite macérer dans l'eau distillée. Celle-ci n'a pas tardé à devenir visqueuse et à prendre une coloration rouge sang. Par le repos, elle a laissé déposer un pigment jaune-orangé, mais l'addition d'une grande quantité de sel marin ne précipite pas la matière rouge. Ce n'est donc pas le sel marin qui empêche le pigment de se dissoudre dans l'eau de mer : l'eau douce agit seulement en désorganisant les plastides qui renferment le pigment et en mettant celui-ci en liberté avant de le dissoudre. Après vingt-quatre heures de macération des *asterias rubens* dans l'eau distillée, le liquide a été filtré et examiné.

Il présentait une couleur rouge sang : à l'examen spectroscopique, il ne montrait pas de bandes d'absorption, mais quand le liquide était concentré, il absorbait tout le spectre, sauf le

rouge et pourrait en conséquence être très utile pour certaines expériences. Au fur et à mesure qu'on le diluait, le spectre s'éclairait de plus en plus vers le violet, sans qu'aucune bande d'absorption fut mise en évidence.

Traité par l'acide sulfhydrique, le liquide se troublait et jaunissait légèrement : le filtratum était jaune, autre différence avec l'hémoglobine, qui, dans ces conditions, donne un filtratum incolore.

Le liquide rouge sang, traité par l'acide chlorhydrique a donné également un précipité jaune rougeâtre, et le filtratum était groseille. Dans ces conditions, l'oxyhémoglobine aurait donné un filtratum incolore.

Par l'acide azotique, on obtint encore un précipité jaune, Le liquide filtré était également jaune, ce qui ne se serait pas produit avec l'hémoglobine.

Le résidu de l'évaporation du liquide rouge sang calciné à cendres blanches, puis traité par l'acide chlorhydrique et le ferrocyanure de potassium a donné du bleu de Prusse : il contenait donc du fer.

Dans le liquide aqueux obtenu comme il a été dit ci-dessus, l'alcool a déterminé une précipitation jaune-rougeâtre ; on aurait eu avec l'hémoglobine un filtratum incolore. La calcination, après évaporation du liquide alcoolique filtré, a produit des cendres blanches donnant la réaction du fer.

En agitant avec l'éther le liquide aqueux rouge sang, il y a eu un changement immédiat de couleur, cette dernière a pris une teinte jaune analogue à celle d'une solution aqueuse ou alcoolique diluée d'iode. Le mélange a précipité partiellement et, après repos, il s'est formé trois couches : une couche supérieure éthérée jaune d'or ; une couche inférieure aqueuse trouble et jaunâtre et, entre les deux, une couche épaisse blanchâtre et d'aspect mucilagineux. L'éther a donc produit une décomposition de la substance rouge sang et une séparation de divers principes immédiats qui étaient primitivement réunis ou mieux combinés. C'est une preuve nouvelle de l'activité chimique des

liquides organiques neutres, qui montre que les principes extraits par l'analyse immédiate ne préexistent pas forcément dans l'organisme d'où on les extrait. La solution éthérée, évaporée très lentement, n'a pas fourni de cristaux colorés, mais seulement un abondant dépôt de pigment jaune rougeâtre foncé et quelques aiguilles cristallines incolores.

Le produit de la calcination de ce dépôt contenait du fer, Le produit mucilagineux en suspension dans la zone moyenne, était une *albumine* ; en effet, la solution aqueuse était précipitée par l'alcool, les acides minéraux et la chaleur. Ce n'était pas une globuline, car il n'y avait pas précipitation par le sulfate de magnésie.

J'ai recherché si ce pigment n'était pas susceptible de fixer de l'oxygène.

Pour cela, j'ai agité dans un ballon de 50 centimètres cubes du liquide aqueux de macération d'*Asterias rubens*, et les gaz ont été extraits à la pompe à mercure puis analysés ; ils avaient la même composition que les gaz dissous dans l'eau à la pression normale, à 15 degrés, température du laboratoire.

Par la putréfaction le liquide rouge sang ne laisse déposer aucun corps cristallisé plus ou moins analogue à l'hématine.

Conclusions : 1° *On obtient par macération dans l'eau douce de l'Asterias rubens un liquide qui présente une belle coloration rouge sang ;*

2° *Ce liquide ne renferme pas d'hémoglobine, il ne fixe pas l'oxygène de l'air ;*

3° *L'addition d'éther produit un changement de la coloration par suite d'un dédoublement d'où résulte principalement la séparation d'une albumine, d'une part et d'un beau pigment jaune foncé, d'autre part ;*

4° *Ce pigment est ferrugineux, mais ne présente pas de spectre caractéristique.*

X. — Recherches sur le pigment rouge (Hémoglobine) des naïs et de quelques autres organismes.

A côté d'animaux invertébrés possédant comme *Asterias rubens* un pigment rouge et ferrugineux, mais dépourvu de spectre caractéristique, on en connaît un certain nombre qui renferment un pigment très analogue, sinon absolument identique à l'hémoglobine des vertébrés. Des vers rouges, annélides oligochètes de nos ruisseaux, les *naïs* sont dans ce cas. Ce pigment n'est pas localisé dans des hématies, mais à l'état de diffusion dans le plasma sanguin. Il y aurait de curieuses recherches à faire sur ses origines, sur son mode intime de formation.

J'ai cherché à me rendre compte de son importance fonctionnelle au moyen de l'action de l'oxyde de carbone, mais il ne s'agit que de recherches préliminaires, qu'il serait utile de reprendre en les étendant et en les variant (n° 38). Je les reproduis ici à titre de simple indication.

J'ai fait aussi quelques expériences préliminaires sur des *apus*, des *sangsues* et des *planorbes* à sang rouge.

1re *expérience*. — Des naïs ont été placés dans un flacon contenant une couche d'eau de 7 à 8 centimètres de hauteur et dans lequel on a fait passer un courant d'oxyde de carbone pendant une heure. Les animaux ont été laissés dans le flacon jusqu'au lendemain matin (environ quinze heures); à ce moment, ils ont été trouvés inertes. On les a placés dans un autre vase avec de l'eau aérée, où ils sont restés pendant huit heures environ sans retrouver l'activité : ils étaient morts. On les a soumis à l'examen spectroscopique.

A. L'un de ces animaux a été examiné au micro-spectroscope comparativement avec du sang de cheval. Les deux raies du spectre fournies par les naïs coïncidaient avec les deux raies du spectre de l'hémoglobine normale fournie par le sang de cheval.

B. Les naïs ont été broyés avec de l'eau distillée et le liquide

coloré en rouge résultant de cette opération, a été examiné au spectroscope. Dans le jaune-vert du spectre, les deux bandes de l'hémoglobine persistent, mais elles disparaissent, par le sulfhydrate d'ammoniaque, et font place à une raie unique, large et diffuse de l'hémoglobine réduite : donc, il n'y avait pas d'oxyde de carbone dans le sang des naïs.

Il n'y avait donc pas eu absorption d'oxyde de carbone.

2e *expérience.* — On met les naïs dans un flacon dans lequel circule un courant d'air et un courant d'oxyde de carbone, d'intensité égale, autant que possible. Les naïs sont immergés dans une couche d'eau. Au bout d'une demi-heure, le double courant gazeux est suspendu, les tubes d'arrivée et de sortie sont fermés pour maintenir dans le flacon une atmosphère d'oxyde de carbone et d'air mélangés. Les animaux sont laissés en l'état pendant vingt heures. Au bout de ce temps, on les retrouve vivants, on les broie et le liquide obtenu examiné au microscope donne par le sufhydrate d'ammoniaque la réduction de l'hémoglobine : il ne renferme donc pas d'oxyde de carbone.

3e *expérience.* — Les naïs sont soumis à un courant mixte d'oxyde de carbone et d'air pendant un quart d'heure, puis laissés dans l'atmosphère mixte formée pendant vingt heures. Cette fois ils sont presqu'à sec, et mouillés d'une faible couche d'eau qui ne suffit pas à les recouvrir entièrement, de façon à empêcher seulement leur desséchement.

Au bout de vingt heures, ils s'agitent comme au début de l'expérience. On les broie et dans le liquide obtenu, après filtration, on reconnaît que l'hémoglobine n'est pas oxycarbonée.

4e *expérience.* — On place les naïs sous une couche d'eau de plusieurs centimètres d'épaisseur dans un appareil à compression. On remplit l'appareil d'oxygène à la pression atmosphérique, après avoir chassé l'air, puis on y comprime de l'oxyde de carbone jusqu'à obtenir une pression totale de cinq atmosphères.

Les naïs sont laissés pendant vingt heures dans ces conditions. Quand on les retire, les animaux paraissent d'abord un peu engourdis, mais ils reprennent bien vite leur vivacité, ils sont broyés et le liquide est filtré.

Le liquide examiné au spectroscope, offre la réduction de l'hémoglobine par le sulfhydrate d'ammoniaque, donc il n'y a pas eu fixation d'oxyde de carbone.

5e *expérience.* — Des naïs sont placés, d'une part, dans un flacon contenant de l'eau ; d'autre part, dans un flacon simplement humide et soumis dans l'appareil à pression à une atmosphère gazeuse dans laquelle l'oxygène entre pour une pression d'une atmosphère et l'oxyde de carbone pour une pression de quatre atmosphères, en totalité cinq atmosphères. Deux jours après, les animaux s'agitent encore, mais ils meurent au bout de quatre jours. Les liquides provenant du broiement des deux catégories ne renferme pas d'hémoglobine oxycarbonée.

6e *expérience.* — On a renfermé des naïs à sec et en présence de l'eau dans l'oxyde de carbone sans pression.

Trois jours après, ces derniers vivaient encore dans les deux flacons et leur hémoglobine était réduite par le sulfhydrate d'ammoniaque.

7e *expérience.* — Des naïs ont été enfermés dans l'appareil à compression sous cinq atmosphères d'oxyde de carbone : un lot de ces animaux était à sec, l'autre immergé dans l'eau. Trois jours après, on les retire : les naïs comprimés sous l'eau sont morts et décolorés, leur hémoglobine ayant passé dans le liquide ambiant. Ce liquide n'a pu être examiné étant trop coloré par des impuretés.

Les naïs comprimés à sec sont parfaitement vivants : après le broiement, le liquide semble renfermer un peu d'hémoglobine oxycarbonée, mais on ne peut l'affirmer.

8e *expérience.* — Le liquide provenant du broiement de naïs frais est soumis à un courant d'oxyde de carbone pendant cinq minutes et divisé en trois portions :

1o Une portion est de suite examinée au spectroscope :

l'addition de sulfhydrate d'ammoniaque ne fait pas disparaître les deux bandes : l'hémoglobine est donc oxycarbonée ;

2° Une autre portion est laissée deux heures en contact de l'air et agitée à plusieurs reprises, puis examinée au spectroscope, les deux raies persistent malgré l'addition de sulfhydrate d'ammoniaque. La combinaison d'hémoglobine et d'oxyde de carbone est donc bien stable et n'a pu se détruire dans le cours de nos expériences par le broiement et la filtration des liquides.

Cette expérience a été répétée et a donné les mêmes résultats.

Ces expériences montrent que pendant la vie et même après leur mort, les naïs ne fixent pas d'oxyde de carbone, bien que leur sang isolé puisse former une hémoglobine oxycarbonée aussi stable que celle des vertébrés. L'insolubilité dans l'eau de l'oxyde de carbone paraît être la cause de cette immunité, car l'acide carbonique dans les mêmes conditions est actif, comme le montrent les expériences qui suivent. Les expériences faites sur les naïs hors de l'eau ne s'opposent pas à cette interprétation, car les parties où se fait l'hématose sont toujours mouillées. Cependant, on pourrait en dire autant du poumon des mammifères.

Ce qu'il y a de certain, c'est que l'oxyde de carbone ne pénètre pas dans le sang des naïs, dans les conditions où nous nous sommes placés. Nous avions plutôt pour objectif, en faisant ces recherches, de voir si l'hémoglobine était indispensable à la vie des animaux invertébrés, qui en possèdent, ou si cela était un perfectionnement fonctionnel, mais non une condition fondamentale d'existence ; il est assez curieux, en effet, de constater que ces annélides peuvent vivre dans des milieux vaseux d'où se dégagent souvent des gaz toxiques en abondance et qui doivent être très pauvres en oxygène. Incidemment, nous avons recherché si un gaz soluble, comme l'acide carbonique, serait plus actif que l'oxyde de carbone.

9e *expérience.* — On met des naïs dans un flacon sans eau, d'une part, et, d'autre part, dans un flacon avec une couche

d'eau, et on fait passer un courant d'acide carbonique. Au bout de quarante minutes, les vers avaient succombé dans le flacon contenant de l'eau. Les autres ont résisté beaucoup plus longtemps, et il convient de faire remarquer qu'ils étaient sinon immergés, du moins humectés d'eau.

10e *expérience.* — On fait passer un courant d'acide carbonique lavé dans un flacon de 7 à 8 centimètres de hauteur à moitié rempli d'eau et au fond duquel se trouvent les naïs. Au bout d'un quart d'heure, les vers ne donnent plus signe de vie, leur couleur ne paraît pas avoir sensiblement changé.

Les sangsues sont aussi réfractaires que les naïs à l'action de l'oxyde de carbone.

11e *expérience.* — Des sangsues placées dans un vase sans eau rempli d'oxyde de carbone, n'étaient pas mortes quatre jours après. Le même résultat a été obtenu avec des sangsues placées dans un flacon contenant de l'eau, en présence de l'oxyde de carbone.

Nos recherches ont porté également sur des *planorbes* à sang rouge.

12e *expérience.* — Les mollusques ont été enfermés sans eau dans un flacon plein d'oxyde de carbone pur. Le surlendemain, les animaux paraissaient fort engourdis : les uns sont rentrés dans leur coquille, d'autres font partiellement saillie, et la partie du corps ainsi émergée reste comme inerte. Les chocs ne déterminent que de faibles mouvements. Le troisième jour, les animaux sont dans le même état, et le cinquième jour, ils n'ont pas succombé à l'épreuve. Leur sang ne renferme pas d'hémoglobine oxycarbonée. Leur état d'engourdissement ne pourrait donc s'expliquer que parce qu'ils étaient hors de l'eau, vraisemblablement en état d'anoxémie.

13e *expérience.* — Des planorbes ont été pendant trois jours placés dans de l'oxyde de carbone comprimé à cinq atmosphères, hors de l'eau. Malgré cela, ils ont pu être retirés vivants de l'appareil. Leur sang, qui a été examiné une demi-heure après présentait, après addition de sulfhydrate d'ammoniaque, la

persistance des deux bandes qui caractérisent l'hémoglobine oxycarbonée, et cela sans modification des bandes primitives.

Ainsi donc, comme les naïs, les planorbes rouges, hors de l'eau, n'absorbent pas l'oxyde de carbone à la pression ordinaire: il en est autrement à la pression de cinq atmosphères; mais, chose curieuse, malgré la formation d'hémoglobine oxycarbonée dans leur sang, les planorbes à sang rouge continuent à vivre fort longtemps, ce qui prouve que l'hémoglobine peut être utile, mais qu'elle n'est pas indispensable pour les animaux invertébrés à sang froid qui en possèdent. Il est possible que cet agent respiratoire n'intervienne que lorsque les autres sont insuffisants pour compléter leur action ou y suppléer.

Nous avons également expérimenté l'action de l'oxyde de carbone sur des articulés aquatiques à sang rouge, les *apus*, petits crutacés, communs dans les eaux douces.

14e *expérience.* — Des apus ont été enfermés dans un flacon traversé par un courant d'oxyde de carbone. Tout d'abord les animaux ne paraissent pas incommodés, mais bientôt ils se rassemblent à la surface, semblent chercher l'air qui leur échappe : au bout d'une heure, ils sont tous tombés au fond de l'eau, incapables de remonter, et ne manifestant plus leur vitalité que par les mouvements des branchies : leur mort a dû survenir peu de temps après ; les animaux n'ont pu être suivis plus longtemps. Le lendemain matin, on les a trouvés morts. Le liquide sanguin obtenu en rompant le tégument de ces animaux, examiné au spectroscope, montre que l'addition de sulfhydrate d'ammoniaque fait disparaître les deux bandes de l'hémoglobine qui sont remplacés par la bande de réduction.

D'autres apus ont été comprimés à cinq atmosphères dans l'oxyde de carbone; au bout d'une heure, ils avaient succombé : leur sang recueilli par rupture du corps, a été examiné au spectroscope; et, cette fois, les deux bandes ont persisté après addition de sulfhydrate d'ammoniaque; l'épreuve était absolument concluante, il y avait eu formation d'hémoglobine oxycarbonée.

Les premiers apus placés dans l'eau ont succombé faute d'oxygène, mais il est probable que les seconds sont morts par suite de formation d'hémoglobine oxycarbonée, car la compression n'avait pas chassé les gaz de l'eau et avait même dû faire pénétrer une certaine quantité d'air dans le liquide. *L'importance de l'hémoglobine est plus grande chez les apus que chez les animaux ayant servi aux précédentes expériences.*

Nous avons voulu savoir si d'autres animaux à sang froid, mais plus élevés en organisation, des vertébrés supporteraient avec autant de facilité que nos invertébrés à hémoglobine, l'action du redoutable gaz toxique, qui tue à si petites doses et si rapidement les vertébrés à sang chaud.

15e *expérience.* — Trois têtards de crapaud accoucheur et une jeune anguille sont placés avec une quantité d'eau suffisante dans un flacon où l'on fait barbotter un courant d'air et un courant d'oxyde de carbone d'égale intensité. Au bout de dix minutes, les animaux sont devenus inertes avec toutes les apparences de la mort. En cessant aussitôt le courant d'oxyde de carbone, et ne laissant subsister que le courant d'air, on a pu les ramener à la vie.

Cette expérience montre *qu'à hautes doses, l'oxyde de carbone agit avec assez de rapidité sur les vertébrés à sang froid, qu'ils respirent par des poumons ou par des branchies.*

En résumé : 1° *L'oxyde de carbone n'est pas absorbé soit sous pression, soit à la pression ordinaire, par les naïs plongés dans l'eau ou placés hors de l'eau ; cependant, leur sang peut former une combinaison fixe d'hémoglobine oxycarbonée* ;

2° *L'acide carbonique, au contraire, tue les naïs sous l'eau et non hors de l'eau, ce qui permet de supposer que l'innocuité de l'oxyde de carbone tient à son insolubilité, mais cela n'est pas certain puisque les vertébrés à branchies succombent dans les mêmes conditions ;*

3° *Les sangsues ne sont influencées ni à sec, ni sous l'eau par l'oxyde de carbone, mais on n'a pas fait l'examen de leur sang, ni étudié les effets de la compression ;*

4° *Les planorbes et les apus ne fixent pas l'oxyde de carbone à la pression ordinaire, mais seulement dans ce gaz comprimé. Toutefois la formation d'hémoglobine oxycarbonée dans le sang des premiers n'a pas été suivie de mort ; il n'en a pas été de même pour les apus;*

5° *Pour les vertébrés à sang froid, respirant soit par des poumons soit par des branchies, l'oxyde de carbone à haute dose agit assez fortement, mais beaucoup moins énergiquement cependant et surtout bien moins rapidement que chez les vertébrés à sang chaud;*

6° *Dans beaucoup de cas, l'oxyde de carbone n'étant pas absorbé par les invertébrés à sang froid ne peut agir, et quand il forme avec l'hémoglobine du sang de ceux qui en possèdent, de l'hémoglobine oxycarbonée, la mort ne s'ensuit pas fatalement; ce qui indiquerait que l'hémoglobine du sang rouge de certains êtres inférieurs ne joue qu'un rôle accessoire complémentaire de perfectionnement, tandis que chez l'homme et chez les animaux à sang chaud, au contraire, son rôle dans la respiration est absolument fondamental. Les vertébrés à sang froid formeraient sous ce rapport, comme sous tous les autres, une transition entre les invertébrés et les animaux à température constante ou homœothermes.*

Il y a un vaste champ d'études ouvert à ceux qui voudraient rechercher le rôle des pigments du sang chez les invertébrés, et, en particulier, de l'hémoglobine, dont on s'est contenté de signaler l'existence chez des individus appartenant à des groupes très différents d'invertébrés. C'est par eux que l'on arrivera le plus sûrement à trouver l'origine et le mode de formation de ce pigment qui joue un rôle capital chez les vertébrés et doit, comme d'autres, provenir d'un prochromogène, puis d'un chromogène, il est possible, vraisemblable même, qu'un ferment zymasique intervient pour changer ces composés en hémoglobine. Il faudrait étudier les pouvoirs respiratoires comparativement des plasmas d'invertébrés à hémoglobine et chercher si c'est par la quantité ou par la qualité que le pouvoir respiratoire varie.

Avec P. Regnard (n° 39) par nos recherches sur le pouvoir respiratoire du sang du fœtus, nous avons montré que le dernier a un pouvoir respiratoire supérieur à celui de la mère. Il serait intéressant de savoir s'il existe des animaux à hémoglobine parasites d'animaux à sang rouge et si le pouvoir respiratoire des premiers est supérieur à celui des seconds.

Dans le cas du fœtus, le sang a un pouvoir respiratoire supérieur, non parce qu'il contient une hémoglobine différente, mais parce qu'il en contient davantage. Mais il doit exister chez les invertébrés, comme chez les vertébrés, des hémoglobines différentes par leur composition et quelques-unes de leurs propriétés.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES SUR LES PIGMENTS COLORANTS NATURELS DES SOIES

I

Pigments jaunes.

A. — Pigments colorants naturels de la soie jaune

D'après Road et Mulder, la coloration de la soie jaune serait due à un pigment résinoïde rouge brun.

J'ai démontré (n° 47) qu'en réalité la composition de la matière colorante jaune de la soie est plus complexe : elle renferme différentes substances colorantes distinctes, cristallisables et amorphes, dont on n'avait pas jusqu'à présent signalé l'existence.

On peut extraire ces matières colorantes par divers procédés : nous nous contenterons d'indiquer ici celui qui nous a donné les meilleurs résultats et permis d'étudier le plus complètement le pigment de la soie jaune.

Les cocons frais, débarrassés de leur chrysalide, sont immergés dans une dissolution de carbonate de potasse à 8 p. 100.

Pour faciliter la pénétration du liquide alcalin dans l'épaisseur de la paroi du cocon, on opère dans un flacon épais, dans lequel on fait le vide au moyen de la trompe. Après quelques heures de macération, le liquide dans lequel plonge les cocons a pris une coloration légèrement grisâtre. On prépare le liquide par filtration, on exprime fortement les cocons et on les lave à grande eau, puis on exprime de nouveau.

La liqueur filtrée est traitée par l'acide acétique en excès. Au bout de quelques heures, il se forme un précipité composé de petites paillettes jaune d'or et de cristaux incolores en tables hexagonales. Vraisemblablement la matière jaune en question possède une fonction acide, elle s'est combinée pendant la macération avec la potasse du carbonate de potasse et a été éliminée de sa combinaison potassique par l'acide acétique.

Pour extraire ensuite la masse principale de la matière colorante, qui est restée sur les cocons, il suffit de les faire macérer à la température ordinaire pendant quelques heures dans de l'alcool à 94°. Les cocons ne tardent pas à être complètement décolorés et le liquide prend une belle coloration jaune d'or.

Par évaporation à sec, au bain-marie, ce liquide abandonne un résidu jaune brun soluble dans la benzine, le chloroforme et l'éther, la dissolution est colorée en jaune.

Avec le sulfure de carbone, ce résidu donne une solution colorée en rouge brun. Celle-ci est évaporée à l'air libre, à siccité et le résidu est repris par l'acool absolu : on filtre et on laisse évaporer l'alcool à l'air libre. Il se forme au sein de la solution alcoolique un dépôt, qui, examiné au microscope, se montre composé des éléments suivants :

1° Cristaux maclés très nets et assez nombreux présentant par transparence une coloration jaune-rouge et, par réflexion, une teinte rouge-brun (n° 47, pl. V, fig. 2) ;

2° Des cristaux octaédriques rappelant beaucoup par leur forme et leur couleur ceux du soufre cristallisé par voie de dissolution (fig. 1) ;

3° Des corpuscules arrondis jaune-citron (fig. 4) ;

4° Une masse granuleuse jaunâtre composée probablement des éléments précédents, mais en particules trop fines pour qu'il soit possible de distinguer nettement leurs formes (fig. 3) ;

5° Des cristaux incolores en tables lozangiques (fig. 5) ;

6° Des cristaux incolores en tables hexagonales (fig. 5) ;

7° Des aiguilles prismatiques assez mal définies d'un pigment bleu verdâtre foncé.

A ces diverses matières colorantes, il convient d'ajouter celle qui est constituée par les paillettes jaune d'or précipitées de la solution alcaline par l'acide acétique.

Nous avons le regret de n'avoir pu extraire une assez grande quantité de matière colorante des cocons pour séparer, à l'état de pureté, chacune des substances qui entrent dans sa composition, mais ce qu'il importe de noter c'est que, d'une part, nous avons pu mettre en évidence l'existence de principes colorants cristallisables et que, d'autre part, il nous a été possible de démontrer que leur mélange possède à peu près les mêmes réactions que la carotine *impure* extraite par le sulfure de carbone de la carotte ou des feuilles de différents végétaux.

Ce résidu extractif des cocons obtenu comme je viens de l'indiquer, traité par l'acide sulfurique, prend une coloration bleu indigo et par l'acide azotique une teinte bleue plus claire. Ces colorations passent au vert au bout de quelques instants, surtout après addition d'eau distillée, puis se décomposent en abandonnant un précipité brunâtre. Avec l'acide azotique, le passage au vert et la décoloration se font très rapidement.

Les matières colorantes du cocon jaune sont altérables à l'air et à la lumière et présentent les mêmes caractères de solubilité que la carotine végétale. D'ailleurs, si l'on examine une solution également teintée des deux principes extractifs comparativement au spectroscope, on obtient un spectre identique.

Ces propriétés permettent d'admettre qu'il existe dans la soie jaune une matière colorante très analogue, sinon iden-

tique à la carotine végétale, ou tout au moins à une carotine animale de la même nature que celle dont R. Blanchard a signalé l'existence dans le *diaptomus bacillifer*.

Le seul caractère différentiel que nous ayons pu constater entre notre carotine animale de la soie jaune et celle des végétaux consiste en ce que cette dernière, lorsqu'elle est cristallisée, présente un bel éclat métallique que nous n'avons pu obtenir avec la matière colorante du cocon.

Nous avons pu, en revanche, compléter l'analogie entre ces deux produits extractifs par la découverte de deux réactions nouvelles, qui lui sont communes.

Si l'on fait macérer pendant quelque temps, des carottes râpées et séchées, ou des cocons jaunes, dans l'acool éthylique additionné de 1/60 d'acide chlorhydrique pur, on obtient, dans les deux cas, à la lumière et à l'obscurité, une solution d'un beau vert.

Examinées au spectroscope, ces deux solutions vertes présentent les mêmes caractères optiques.

De plus, on peut démontrer que la couleur verte en question est le résultat, dans les deux cas, d'un mélange d'une substance jaune avec une substance bleue.

La liqueur verte obtenue comme nous l'avons dit plus haut est évaporée au bain-marie dans le vide, pour enlever l'alcool et l'acide chlorhydrique. On obtient ainsi un résidu vert qui, traité par le sulfure de carbone, donne une solution verte. Cette solution est agitée avec de l'alcool en excès. Après quelques instants de repos, le mélange se sépare en deux couches. La couche inférieure formée principalement par le sulfure de carbone est seule colorée, mais elle a changé de couleur et est devenue jaunâtre. La couche supérieure alcoolique est incolore. Si l'on ajoute quelques gouttes d'acide chlorhydrique à ce mélange et si l'on agite fortement, la coloration verte reparaît ; mais, par le repos, il se sépare de nouveau deux couches : la supérieure présente alors une coloration bleu pâle, tandis que l'inférieure est colorée en jaune d'or.

On peut obtenir le même résultat en substituant dans l'ex-

périence précédente l'éther au sulfure de carbone ; mais alors l'ordre des couches est renversé. La séparation de la matière bleue et de la matière jaune, dont le mélange donne à la solution chlorhydro-alcoolique sa belle teinte verte, est obtenue pour la soie jaune, plus facilement avec l'éther qu'avec le sulfure de carbone.

La seconde réaction n'est pas moins caractéristique. Lorsqu'on abandonne en vase clos, pendant quelques heures, soit la matière extractive colorante des cocons, soit celle des carottes, en présence de l'alcool éthylique contenant une petite quantité d'ammoniaque, ou de carbonate d'ammoniaque, il se développe dans les deux cas une odeur très suave, rappelant celle des fleurs de *Cheiranthus*.

Si maintenant nous mettons en regard les réactions des principes immédiats colorants de la carotte et celle des principes jaunes du cocon de ver à soie, l'analogie devient frappante :

MATIÈRE COLORANTE DE LA CAROTTE.	MATIÈRE COLORANTE DE LA SOIE JAUNE.
Cristalline.	Idem.
Rouge brun.	Jaune foncé, mais avec cristaux rouge-brun.
Soluble dans le sulfure de carbone, dans la benzine, dans l'éther, dans le chloroforme dans l'alcool bouillant.	Idem.
Avec l'acide sulfurique ; coloration bleu-indigo, passant au vert, se décolorant, à la longue, spontanément et rapidement par addition d'eau distillée.	
Avec l'acide azotique : coloration bleu clair passant rapidement au vert et se décolorant spontanément.	Idem.
	Idem.

MATIÈRE COLORANTE DE LA CAROTTE	MATIÈRE COLORANTE DE LA SOIE JAUNE
Alcool éthylique additionné d'acide chlorhydrique : liqueur d'un beau vert dû au mélange d'une matière jaune et d'une matière bleue.	Idem.
Avec l'alcool éthylique et l'ammoniaque ou le carbonate d'ammoniaque : formation d'un principe aromatique caratéristique.	Idem.
Examen spectroscopique : spectre sans bandes ni raies, étendu de la raie A à la raie F, comme celui de la xanthophylle.	Idem

La solution verte obtenue par action de l'alcool additionné d'acide chlorhydrique donne le même spectre que ci-dessus. La matière colorante de la soie nous a paru identique à celle qui est contenue dans le sang : elle ne serait donc pas fabriquée par la glande à soie.

En raison de ces constatations, il faudrait admettre l'existence d'un nouveau point de contact entre les animaux et les végétaux. Ceux-ci et ceux-là pouvant contenir des matières colorantes soit identiques, soit très analogues, c'est ce qui résulte d'ailleurs de nos recherches sur la pourpre (v. page 529).

La carotine végétale est extrêmement répandue : on la rencontre dans la plupart des végétaux, où elle semble jouer un rôle important dans la fonction respiratoire, en raison de son oxydabilité.

En est-il de même chez le ver à soie jaune ? S'il en était ainsi, on s'expliquerait facilement sa présence dans le sang. Mais, dans ce cas, on ne saurait admettre qu'elle est indispensable

à l'hématose, puisqu'elle n'existe pas dans le sang du ver à soie blanche. C'est seulement par l'expérimentation qu'une semblable question pourra être tranchée.

Enfin, il est une autre question non moins intéressante pour le physiologiste. D'où vient cette matière colorante ? La carotine existe en abondance dans la feuille du mûrier et il ne serait pas impossible qu'elle put passer dans le sang et de celui-ci dans la soie.

Cette hypothèse nous avait conduit à reprendre l'étude d'une question très controversée. Je m'étais demandé si, comme l'ont prétendu Villon et E. Blanchard, les matières colorantes étrangères pouvaient passer du tube digestif dans la glande à soie et se fixer sur la soie elle-même, comme elles passent du sang dans la soie. La possibilité de cette coloration a été niée pendant longtemps déjà et pour élucider ce point intéressant, j'instituai alors à la Faculté des Sciences de Lyon un grand nombre d'expériences, en me mettant à l'abri des erreurs qui pouvaient avoir été commises par mes devanciers.

Mes expériences consistaient à imprégner des feuilles de mûrier servant à la nourriture des vers avec des substances colorantes de nature très diverse dissoutes dans des véhicules appropriés.

Le résultat a été que, *dans aucun cas*, nous n'avons vu les matières colorantes étrangères absorbées passer dans la glande séricigène et colorer la soie. Nos expériences ont porté surtout sur les matières colorantes suivantes : cochenille, alizarine, orseille, hématoxyline, fuschine, éosine, violet de méthyle, vert de méthyle.

Avec le violet de méthyle et l'orseille, nous avons obtenu, sur le vivant, une légère coloration bornée à l'extrémité antérieure du tube digestif et chez les vers nourris avec les feuilles imprégnées de fuschine, la coloration s'étendait à la majeure partie du tube digestif et jusqu'aux tubes de Malpighi. Ces résultats n'étaient intéressants qu'en ce qu'ils montraient que

certains réactifs colorants peuvent imprégner pendant la vie les éléments anatomiques. Nous n'avions pas été plus heureux en faisant absorber à nos vers à soie des leucobases susceptibles de donner naissance par oxydation à des substances colorantes et nous en avions conclu, contrairement à l'opinion de Villon et Blanchard, dont les expériences étaient critiquables à certains points de vue, que les matières colorantes étrangères ne peuvent pas être introduites dans la soie par voie physiologique

Je m'étais demandé si la carotine des feuilles de mûrier ne ferait pas exception. Mais cette hypothèse me paraissait peu probable en raison de son inaltérabilité, et d'ailleurs, dans ce cas, comment expliquer que certains vers font des soies blanches, vertes ou brunes en se servant des mêmes aliments ou d'aliments renfermant tous de la carotine ? Il me paraissait plus rationnel d'admettre que le sang du ver à soie jaune et la soie elle-même contiennent une ou plusieurs carotines d'origine animale fabriquées par le ver lui-même au moyen d'un procédé spécial, comme les purpura et les murex fournissent des purpurines spéciales.

Plusieurs fois, à mon cours, j'avais engagé mes élèves à reprendre cette question au point où je l'avais laissée, parce qu'elle me paraissait intéressante au point de vue de la physiologie générale.

En 1901-1902 M. Levrat et Conte (cités par Villard n° 41, p. 132) reprirent, en effet, mes expériences avec de nouvelles matières colorantes, notamment le bleu de méthylène, l'acide picrique et le rouge neutre. Ils n'obtinrent pas de résultats nets avec les deux premières substances. Au contraire, les chenilles du *Bombyx mori* se nourrissent sans trop de répugnance avec les feuilles imprégnées de rouge neutre : leurs tissus ne tardèrent pas à prendre une teinte rosée et elles tissèrent des cocons rouges. Une espèce exotique, l'*Attacus orizaba*, qui file normalement une soie blanche, fut soumis au même régime et fila de la soie rouge. Ces auteurs conclurent donc à la possibilité de teindre la soie dans la glande sericigène. Toutefois ils

reconnurent que la soie ainsi teinte se décolore avec une extrême facilité ; et, fait plus grave, les cocons rouges obtenus, ne donnèrent pas d'éclosions. Ces expériences prouvent, dit M. Villard, que le rouge neutre a une action moins nocive que la plupart des autres matières colorantes sur l'organisme du ver à soie puisque les fonctions vitales de la chenille peuvent y résister, jusqu'au moment de la chrysalidation. Mais ces chrysalides ne donnèrent pas naissance à des papillons.

L'introduction des matières colorantes, d'après Villard, a une action toxique plus ou moins lente, on ne saurait donc rapprocher de ces matières colorantes la chlorophylle végétale, on peut faire le même raisonnement à propos de la carotine végétale et de la xanthophylle. C'est au passage de cette dernière matière dans la soie jaune que MM. Levrat et Conte attribueraient la coloration des cocons jaunes. C'est comme on le voit un retour à l'hypothèse que j'avais faite au début de mes recherches sur cette question. Mais malgré les grandes analogies entre la carotine, la xanthophylle et le pigment jaune de la soie, analogies qui ont été pour la première fois mises en évidence par moi, je ne me suis pas cru autorisé à déclarer que je connaissais l'origine de ce pigment jaune et qu'il était de la carotine végétale ou de la xanthophylle végétale provenant de l'alimentation.

Ce n'est pas une raison parce que l'on aura trouvé de l'indigo dans une urine pour déclarer que cette substance provient directement des aliments.

De toutes mes recherches, il résulte que MM. Conte et Levrat se sont laissé entraîner trop loin par l'hypothèse qui m'avait autrefois séduit et qu'ils ont voulu, sans preuves suffisantes, élever à la hauteur d'une théorie.

Je me félicite d'avoir agi avec plus de prudence et je crois que c'est déjà un résultat des plus intéressants, au point de vue de la physiologie générale, de pouvoir montrer que les différentes espèces de pigments que nous avons étudiés jusqu'à présent offrent les plus grandes ressemblances avec des pigments végé-

taux et que, dans certains cas, le mode de formation intime est dû à une action zymasique pour les uns comme pour les autres.

Ces études entreprises dans un but purement scientifique nous ont conduit à un *nouveau procédé pratique de décoloration de la soie jaune* offrant sur ceux qui étaient employés à cette époque des avantages incontestables (n° 48).

Les agents employés jusqu'alors agissaient chimiquement, c'est-à-dire attaquaient ou détruisaient les matériaux constituants de la soie et, *entre autres*, la matière colorante.

Pour cette raison, leur maniement n'est pas toujours facile et on peut souvent avoir à craindre, en cherchant à modifier ou à décomposer la matière colorante, d'altérer simultanément la substance soyeuse elle-même.

De plus, ces divers procédés demandent, en général, un temps assez long, tandis que celui dont nous préconisons l'usage peut être rendu très rapide et n'exige de la part de l'opérateur qui le met en œuvre aucune technique particulière.

Ce nouveau procédé de décoloration de la soie jaune est basé sur ce fait que les *matières colorantes de la soie se dissolvent immédiatement dans certains liquides neutres, quand elles ont été éliminées par une solution alcaline d'une combinaison qui ne permet pas à froid leur dissolution.*

Description du procédé pratique. — Pour décolorer la soie grège, on plonge les écheveaux dans une solution alcaline composée selon les proportions suivantes :

Carbonate de potasse.....	8 à 10	grammes
Eau commune	1.000	—

On laisse macérer pendant quelques heures à la température ordinaire et on lave à grande eau. On fait égoutter et on exprime par torsion pour chasser l'excès d'eau. Si l'on n'est pas pressé, on pourra faire sécher à l'air libre ou à l'étuve. La soie débarrassée de la solution alcaline n'est pas décolorée, on la plonge alors dans l'alcool méthylique pur et très rapidement

la matière jaune se dissout dans ce liquide auquel elle communique une belle coloration jaune d'or. La soie décolorée est exprimée par torsion et lavée une ou deux fois dans l'alcool méthylique pur. On enlève l'excès d'alcool par torsion et on laisse sécher à l'air libre. La dessication est très rapide.

On peut abréger considérablement l'opération en facilitant la pénétration du liquide alcalin dans l'épaisseur de l'écheveau de soie par l'emploi d'une solution alcaline chauffée à 50 ou 60 degrés, ou mieux encore, en introduisant la soie et le liquide alcalin dans un vase où l'on fera le vide à l'aide d'une trompe à eau facile à installer dans tous les laboratoires. La dissolution des principes colorants dans l'alcool méthylique peut être également accélérée par la chaleur, mais elle est très rapide à froid. Nous avons pu obtenir en une demi-heure de la soie complètement sèche et décolorée. En opérant à froid dans les conditions que nous venons d'indiquer, il n'y a pas décreusage, la solution alcaline paraît agir simplement en dégageant la matière colorante d'une combinaison qui la rend insoluble dans l'alcool. Elle enlève toutefois une certaine quantité de matière colorante, que l'on retrouve dans l'eau de macération, en saturant celle-ci par l'acide acétique.

Il en résulte que la perte du poids subie par la soie est extrêmement faible, ainsi que le prouvent les chiffres suivants :

Poids d'un écheveau avant la décoloration.....	5 gr. 042
Poids d'un écheveau après la décoloration.....	5 gr. 030
Différence.....	0 gr. 012

La perte totale a donc été seulement de 230 milligrammes pour 100 grammes ; soit environ 2 grammes par kilogramme. Les soies teintes se décolorent aussi facilement que les autres et, après ce traitement, la soie décolorée absorbe plus facilement les matières tinctoriales.

Ce nouveau procédé de décoloration est, en outre, très écono-

mique parce que, d'une part, l'alcool méthylique est fourni actuellement à très bon compte dans l'industrie et que, d'autre part, l'alcool qui a été souillé par les matières colorantes de la soie peut toujours être régénéré par le noir animal ou mieux purifié et rectifié par distillation et servir ainsi indéfiniment.

Il est à noter que notre procédé ne présente, dans son application, aucun danger pour les ouvriers.

Enfin, d'après les industriels que j'ai consultés et d'après mes propres expériences, cette méthode permettrait d'obtenir de la soie aussi complètement décolorée que lorsque l'on se sert du mélange Baumé ou des préparations renfermant des acides chlorhydrique, sulfurique, azotique, dont le maniement est d'ailleurs plus délicat.

La soie décolorée peut être ensuite *blanchie* soit par l'acide sulfureux, soit par l'eau oxygénée et, dans ces conditions, il y a économie de temps. Toutefois, dans nos expériences, ce procédé mixte ne nous a pas donné des soies beaucoup plus blanches que celles que l'on obtient directement après lavages successifs dans l'alcool méthylique pur.

Les avantages du procédé que nous avons recommandé aux industriels peut se résumer ainsi :

1° La perte de poids est à peu près nulle ;

2° La substance de la soie ne subit aucune altération ;

3° Elle acquiert, au contraire, de nouvelles qualités tinctoriales ;

4° La décoloration et le séchage se font très rapidement ;

5° Les matières employées ne présentent aucun danger pour les ouvriers ;

6° Le prix de revient est presque nul, car la dépense n'est guère représentée que par la petite quantité d'alcool perdu pendant le séchage ;

7° Ce procédé peut être appliqué également aux cocons, dont le dévidage est en même temps facilité.

II. — Pigments verts.

B. — Pigment de la soie verte du Saturnia yama-maï ou chloroyamamaïne.

L'étude que nous avons faite de la pourpre et des matières colorantes des soies jaunes montre, une fois de plus, combien sont grandes les analogies des procédés physiologiques employés par les végétaux et par les animaux et l'étude des pigments appartient pour cette raison en propre à la physiologie générale. Sans doute les produits résultant de mécanismes très analogues et parfois identiques peuvent présenter certaines différences : le glycogène n'est pas à proprement parler de l'amidon, c'est un amidon animal. L'indigo animal ou mieux les indigos animaux ne sont pas non plus absolument identiques aux indigos végétaux. La carotine animale n'est pas identique à la carotine végétale. Il est parfois difficile même de dire qu'un pigment est animal et qu'un autre est végétal : c'est ce que montrent nos recherches jusqu'à présent.

Sur quelques échantillons (1) provenant de la magnifique collection du laboratoire d'essai des soies de Lyon, j'ai pu faire certaines observations et expériences (n° 40) qui ont été le point de départ de discussions, lesquelles ont abouti précisément à ce que j'énonçais plus haut, à savoir qu'il peut y avoir de très grandes analogies entre certains pigments animaux et des pigments végétaux, sans qu'il y ait pour cela identité.

J'ai constaté sur les cocons que j'ai examinés les faits suivants :

La coloration verte n'est pas uniformément répandue sur toute la surface du cocon, elle est très atténuée sur les points qui sont recouverts par la feuille leur servant de support et très développée, au contraire, dans les parties qui ont été expo-

(1) Les échantillons étaient anciens, mais en bon état naturel.

sées à la lumière. Cette coloration est superficielle et s'atténue rapidement de la surface à la profondeur, de telle sorte qu'au-dessous de la première couche, qui pourra être très colorée, et des deux ou trois couches sous-jacentes, la soie est absolument blanche.

Les filaments de la couche superficielle, dans les points où elle est colorée, sont fortement imprégnés de matière verte surtout dans leur partie axiale et leur surface est parsemée d'une quantité de petits cristaux d'un vert pâle, affectant la forme de petits parallélipipèdes assez réguliers isolés ou groupés (n° 40 D'D' fig. 7, pl. V).

La poussière qui s'échappe du cocon du *Saturnia Yama-Maï*, quand celui-ci après avoir été déprimé par le doigt, reprend sa forme première par le jeu de son élasticité, est en partie composée de ces cristaux.

A côté de ces cristaux, mais en moindre abondance, se rencontrent aussi, accolés aux fils des couches superficielles, *exclusivement*, de petits corpuscules arrondis. Ils possèdent une membrane à double contour assez épaisse et laissent voir dans leur intérieur un noyau, et des granulations d'un vert bleuâtre. Ils représentent sans aucun doute des algues inférieures, parasites appartenant soit au genre *protococcus*, soit à la famille des *Cyanophycées*. Parfois à leur surface se trouvent accolés un ou plusieurs des cristaux verdâtres, dont il a été question plus haut.

Etant donné d'une part, que la coloration du cocon du Yama-Maï est superficielle, et ne *se montre que dans les parties exposées à la lumière*, et que, d'autre part, les cristaux verts ne se rencontrent que dans les couches à algues, on pouvait se demander s'il n'existait pas un rapport direct entre eux. Dans ce cas, la couleur verte de la soie du Yama-Maï ne serait pas due à une matière colorante préexistant dans la glande à soie, comme cela a lieu dans le Bombyx mori à soie jaune.

L'observation montre que dans les réservoirs des glandes à soie de la chenille du Yama-Maï la soie est déjà *légèrement*

teinte en vert, mais cette teinte s'accentue beaucoup par l'exposition à la lumière.

Il existe donc dans la soie un pigment vert, un chromogène, qui, sous l'influence de la lumière, donne une coloration verte très accentuée. Il y a là une certaine analogie avec ce qui se passe pour la pourpre du *M. brandaris* et des *Purpura* et il est possible qu'ici aussi la formation du chromogène soit due à un prochromogène modifié par une zymase. C'est ce que je me propose de rechercher quand les circonstances me le permettront.

Quoi qu'il en soit, l'idée d'un pigment emprunté à un végétal vert est à éliminer d'autant plus, comme nous le verrons plus loin, que la matière colorante verte de la soie du Yama-Maï n'est pas une chlorophylle, pas plus que la matière colorante de la soie jaune n'est de la carotine végétale ou de la xanthophylle.

Dès le début de mes recherches, j'avais fait les remarques suivantes :

La plus grande partie de la matière colorante verte est soluble dans l'eau à chaud, surtout si l'on soumet les cocons à l'action dissolvante de ce liquide chauffé à 120° dans un autoclave pendant quelques instants. Après plusieurs traitements successifs par l'eau, même à 100°, on arrive à décolorer presque complètement les cocons verts du Yama-Maï.

On obtient par ce moyen une dissolution aqueuse d'un beau vert pomme qui, par évaporation, laisse déposer des cristaux vert clair de même nature que ceux dont on constate directement la présence à la surface de la couche externe.

Si la cristallisation obtenue dans la liqueur provenant du premier traitement est très chargée en grès, la forme des cristaux est légèrement modifiée et affecte celle qui a été figurée en D (n° 40, fig. 7).

Lorsque les cocons n'ont pas été complètement épuisés par l'alcool à 90° bouillant, on obtient une solution vert bleuâtre, qui laisse déposer à la fois des cristaux vert clair et une matière colorante bleue également cristallisée (n° 40, C, fig. 7).

On peut obtenir cette matière colorante bleue, à peu près à l'état de pureté en traitant par l'alcool des cocons épuisés complètement de leur matière verte par l'eau.

La solution alcoolique bleu ardoisé qui résulte de ce traitement laisse déposer par évaporation spontanée à l'air libre des cristaux maclés bleu pâle (nº 40, C, fig. 7), qui prennent parfois la forme de longues aiguilles prismatiques.

Dès le début de nos recherches, l'examen spectroscopique des solutions vertes que nous avions obtenues ne nous avait pas montré l'existence de bandes d'absorption caractéristiques de la chlorophylle et de plus, la matière verte du cocon du Yama-Maï n'était pas soluble dans l'éther.

Ces raisons nous empêchèrent de déclarer que le pigment vert de la soie du Saturnia Yama-Maï était de la chlorophylle et je remis à une date ultérieure la solution définitive de la question, tout en la conseillant à mes élèves, comme sujet de recherche.

Quatre ou cinq d'entre eux reprirent la question au point où je l'avais laissée.

L'un d'eux, M. Jules Villard, dans une remarquable thèse soutenue devant la Faculté des Sciences de Lyon, en 1907 (nº 41) a confirmé l'exactitude de mes prévisions. Je lui emprunte les lignes suivantes qui mettent la question parfaitement au point. « MM. Levrat et Conte (*loc. cit*, p. 134) ont examiné au spectroscope les solutions vertes obtenues en faisant macérer la soie de *Yama-Maï* ou de *Rhodia fugax* pendant quelques minutes dans l'acide chlorhydrique concentré et froid, ou en épuisant par l'alcool bouillant cette même soie, traitée préalablement à l'ébullition par l'eau légèrement acidulée. Ils constatent la présence de la bande d'absorption caractéristique des solutions alcooliques de la chlorophylle végétale, « et, cette bande est encore visible un mois après l'extraction ». Ces auteurs figurent sur la même planche le spectre de la chlorophylle des feuilles de chêne, celui du pigment vert de la soie du *Yama-Maï* et ceux du sang vert de

Yama-Maï et de *Rhodia fugax*, la concentration étant la même. En comparant ces spectres, il est facile de remarquer que la bande d'absorption du rouge, qui existe dans tous, n'est pas exactement superposable, si l'on fait coïncider les spectres; ainsi la bande d'absorption du sang de *Yama-Maï* finit près de quatre divisions avant celle de la chlorophylle des feuilles: de plus, en dehors de la bande d'absorption du rouge, le spectre de la chlorophylle des feuilles présente plusieurs autres bandes d'absorption qui manquent absolument dans les autres spectres ; ces différences ne devraient pas exister si les solutions vertes comparées étaient identiques, à concentration égale. Toutefois, les auteurs précités ont conclu que les matières colorantes naturelles jaunes et vertes des soies sont *identiques* l'une à la xanthophylle, l'autre à la chlorophylle, et que les chenilles les retirent des feuilles dont elles se nourrissent. Les pigments colorés traversent par osmose les tissus de l'animal et pénètrent jusqu'à la soie par l'intermédiaire du sang. Le pouvoir osmotique varie avec la race et en est un caractère. A propos de la distinction de la chloroyamamaïne et de la chlorophylle végétale, M. Villard s'exprime ainsi : « Reprenant les expériences de M. R. Dubois, j'ai comparé les propriétés de la matière verte de la soie du Yama-Maï à celle de la matière verte des feuilles de Chêne.

Pigment vert animal ou chloroyamamaïne.	Chlorophylle végétale
Eau bouillante : solution verte.	Insolubilité.
Alcool froid : solubilité très faible.	Solution vert jaunâtre.
Alcool bouillant : solution vert bleuté.	Solution vert jaunâtre.
Ether : très peu soluble.	Très soluble.

Pigment vert animal ou chloroyamamaïne	Chlorophylle végétale
Dédoublement benzinique : la *benzine* dissout une matière jaune, le liquide alcoolique reste d'un vert *plus bleu.*	A lieu, mais la couche benzinique est la plus verte.
Cristallisation : cristaux d'un bleu légèrement verdâtre.	N'a pas lieu dans ces conditions.
Acide chlorhydrique et éther : rien. Acides étendus à l'ébullition, solution verte avec dépôts verts.	Solution jaune avec dépôt jaune.
Potasse alcoolique à l'ébullition : solution jaune.	Solution verte de chlorophyllate.

Etant donné, comme l'a démontré dans son travail M. Jules Villard, que les caractères de la cyanophylle et du chlorophyllate se présentent avec toutes les liqueurs résultant de modifications et altérations de la chlorophylle végétale, on peut conclure de l'absence de ces caractères dans le pigment animal en question, *qu'il ne dérive pas de cette chlorophylle, ni d'une de ses modifications* (*loc. cit.* p. 135).

Cette conclusion se trouve confirmée par l'examen des spectres des solutions obtenues par l'alcool bouillant.

Pigment vert animal	Pigment vert végétal
Extinction dans le rouge jusqu'à 6.	Extinction jusqu'à 6.
Bande d'absorption dans le rouge de 6,5 à 7.	Bande d'absorption dans le rouge de 6 à 7.
Par addition d'une goutte de potasse ou d'ammoniaque, la bande disparaît.	Pour addition d'une goutte de potasse ou d'ammoniaque, la bande persiste.
De même par l'addition de sulfhydrate d'ammoniaque.	De même par addition de sulfhydrate d'ammoniaque.

SOLUTION DANS L'EAU ACIDULÉE A L'ÉBULLITION

Extinction jusqu'à 7 dans le rouge pas de bande d'absorption : obscurcissement faible de tout le spectre.	Extinction dans le rouge jusqu'à 6. Bande d'absorption entre 6.6 et 7; obscurcissement du spectre à partir de 14.

SOLUTION DANS L'ALCOOL APRÈS TRAITEMENT A L'EAU ACIDULÉE

Extinction jusqu'à 6. Bande d'absorption dans le rouge de 6.5 à 7. Bande disparaît avec quelques gouttes de potasse. Pas d'autres bandes.	Extinction jusqu'à 6. Bande d'absorption dans le rouge de 6.6 à 7.4. Autre bande de 9 à 9.8 ; deux autres bandes dans le vert (11 à 11.6 et 13 à 13.9). Extinction à partir de 16.6 : bande persistante sous l'action de la potasse.

SOLUTION ALCALINE

Couleur jaune, aucune bande d'absorption.	Couleur verte, bande d'absorption caractéristique.

Ainsi, conclut M. Villard, malgré la présence dans les deux spectres, d'une bande d'absorption dans le rouge, on peut conclure qu'ils ne sont pas identifiables.

En outre, M. Villard a montré que la bande de Brewster caractérise non seulement la chlorophylle des feuilles vertes, mais ses modifications et altérations. Le pigment vert animal, en question, ne dérive donc pas de la chlorophylle végétale, et, à plus forte raison, ne lui est pas identique. M. J. Villard a constaté de plus que les chenilles à la sortie de l'œuf, *avant qu'elles aient été en contact avec aucun élément chlorophyllien* ont déjà le tégument *jaune verdâtre*, masqué plus ou moins par une abondante fourrure de poils, et que *dès leur sortie de l'œuf*, elles renferment un pigment vert. Ayant examiné l'enveloppe des

œufs, M. Villard a vu qu'elle ne renferme aucune trace de chlorophylle au spectroscope. Les chenilles n'ont donc pas pu se pigmenter par contamination. Il faut en conclure qu'elles ont fabriqué le pigment, sans le concours d'aucune alimentation végétale. D'ailleurs le liquide vert provenant de la macération alcoolique des téguments seuls des jeunes chenilles à leur sortie de l'œuf, ne présente pas la bande caractéristique de la chlorophylle. Ce n'est que plus tard lorsque les chenilles se sont nourries de feuilles que cette bande apparaît dans leurs *téguments*. Au moment de la formation du cocon, M. Villard a vu que les fils, à la sortie de la bouche de la chenille, sont à peine colorés, même les ébauches des cocons sont d'un vert *très pâle*, ce n'est que lorsque le cocon est achevé, qu'il se fonce en certains points. Ce changement de coloration est précédé d'un stade pendant lequel le cocon est fortement imprégné de liquide. D'après Dewitz, ce liquide provient des tubes de Malpighi, et la coloration verte s'accuse principalement sous l'action de ce liquide et d'une diastase sécrétée par les parties buccales de la chenille (n° 46).

Cela n'exclut pas l'action de la lumière, qui est évidente dans le verdissement des cocons, et, si véritablement une diastase intervient ici, on se trouve en présence d'un phénomène absolument comparable à ce qui se passe dans la formation de la pourpre chez *Murex brandaris* et chez *Purpura lapillus*.

Dans son très important travail, M. J. Villard ajoute (p. 137) :

« Récemment M. Cl. Gautier ayant obtenu par des triturations énergiques et des macérations prolongées, la solution dans l'alcool à froid, du pigment vert de la soie du Yama-Maï a prétendu, dans un article à la Société de biologie, que j'avais à tort donné l'insolubilité de ce pigment dans l'alcool à froid, comme un caractère le différenciant de la chlorophylle. Je ne voulais parler, dit M. Villard, que de l'action immédiate du solvant, et, ainsi précisé, mon dire reste exact. Ayant examiné au spectroscope, avant M. Gautier, des solutions de Chloroyamamaïne dans l'alcool, je sais que ce pigment y est soluble, puis-

qu'il ne s'y précipite pas par refroidissement ; mais la chlorophylle pure étant dans le même cas, je ne pouvais pas indiquer ce caractère comme différentiel. D'ailleurs la question des caractères différentiels de la *chloroyamamaïne* ou pigment de la soie verte, et de la chlorophylle, a donné lieu à cinq notes de M. Cl. Gautier (v. Villard, *loc. cit.*), réfutées par quatre notes de M. le professeur Dubois, dans le bulletin de la Société de Biologie, de novembre 1906 à mai 1907 (n°s 42, 43, 44, 45) ; M. Cl. Gautier soutient : 1° que ces pigments sont tous deux solubles dans l'alcool à froid, le pigment de la soie exigeant une macération prolongée, pour être dégagé de son support protéique ; 2° que le pigment de la soie ne cristallise pas, les cristaux verts obtenus par M. Dubois étant attribuables aux *urates* et oxalates dont Verson a montré l'existence possible sur les fils de soie. M. Dubois répond : 1° qu'il connaît depuis fort longtemps la solubilité de la chloroyamamaïne dans l'alcool froid puisqu'il s'est servi dès le début de ses recherches de solutions alcooliques froides pour des examens spectroscopiques; 2° qu'il reste à M. Gautier à démontrer que les cristaux verts observés et dessinés par M. Dubois et par d'autres, et isolés aussi *par refroidissement des solulutions aqueuses bouillantes de chloroyamamaïne*, sont des urates ou des sels de potasse ; 3° que M. Cl. Gautier n'a pu identifier ni les caractères spectraux, ni les autres caractères physico-chimiques de la chloroyamamaïne avec ceux de la chlorophylle des feuilles de chêne. « Ces caractères que j'ai mentionnés plus haut, dit M. Villard (*loc. cit.*) et notamment la stabilité ou la résistance aux réactifs de la bande de Brewster constituent, en effet, des différences essentielles, *qui infirment la théorie de MM. Levrat et Conte, et renversent toutes les critiques de M. Cl. Gautier* ».

A propos du pigment vert des soies, les seules conclusions admissibles sont celles que nous avons tirées de nos autres recherches sur les pourpres et sur les pigments colorants jaunes des soies; c'est que les animaux fabriquent des pigments pouvant présenter les plus grandes analogies avec des pigments

végétaux sans cependant qu'ils soient identiques, de même que l'amidon animal ou glycogène n'est pas identique à l'amidon végétal.

TROISIÈME PARTIE

PIGMENTS BLEUS ET ISOCHROMATISME PIGMENTAIRE

Nos recherches sur les pigments bleus sont peu nombreuses et quelques-unes ne sont pas terminées. J'ai signalé (v. p. 543) l'existence d'une substance bleue dans les matières colorantes des soies jaunes et également dans la soie verte des Yamamaï (v. p. 555). Si j'ouvre un chapitre spécial pour les pigments bleus, c'est afin de mentionner un phénomène qui peut être rapproché de certains *mimétismes pigmentaires*. Il se produit par le moyen du pigment bleu qui donne à la coquille de *Mytilus galloprovincialis* sa couleur bleu ardoisé, et parfois même d'un beau bleu clair.

J'ai eu assez fréquemment l'occasion d'observer ce phénomène dans le parc d'essai de mytiliculture du laboratoire maritime de l'Université de Lyon à Tamaris-sur-Mer. Il avait d'ailleurs attiré, avant la mienne, l'attention des pêcheurs et des parqueurs de la région, lesquels, à plusieurs reprises, m'ont apporté des échantillons semblables à ceux que j'avais récoltés et que j'ai présentés récemment à l'Institut général psychologique de Paris, à propos d'une communication sur le mimétisme (n° 59).

Dans nos eaux de Tamaris vivent en abondance *Mytilus galloprovincialis* L. et *Ostrea edulis* L.

Des jeunes de la seconde espèce s'accolent parfois sur des individus de la première, jeunes également. Ils s'accroissent ensemble dans une sorte de symbiose, avec la même vitesse, sans que, bien souvent, les limites de la coquille de l'huître dépassent celles de la moule sur laquelle elle vit. Mais ce qui frappe surtout l'observateur, c'est que la coquille de l'huître

prend exactement la couleur de celle de la moule. Ce n'est pas seulement la valve de l'huître accolée à la moule qui se colore ainsi, mais bien, chose étrange, la valve libre qui n'est nullement en rapport de continuité avec celle de la moule. Il se présente même parfois une particularité bien curieuse. J'ai montré un exemplaire dans lequel la valve supérieure de l'huître n'avait pris la coloration de la coquille de la moule que dans sa moitié gauche, tandis que la moitié droite avait gardé sa couleur naturelle.

Ce n'est pas seulement la couleur de la moule que l'huître prend : elle copie sa forme, non pas seulement par la valve accolée, ce qui n'aurait rien d'extraordinaire, mais par la valve libre. Certains détails de forme appartenant à la moule apparaisent sur l'huître, tandis que cette dernière perd ses crêtes en festons si caractéristiques et devient presque polie comme sa « conjointe ».

Les mêmes phénomènes s'observent parfois sur plusieurs huîtres accolées, fixées sur une même moule et orientées diversement. Soit dit en passant, j'ai présenté aussi une valve de pecten portant une anomie, dont la valve supérieure avait adopté les côtes du pecten. Bien que l'anomie ne fut pas accolée sur le pecten par la valve impressionnée, les côtes et les sillons du pecten correspondaient exactement aux côtes et aux sillons acquis par l'anomie et dans un sens diamétralement opposé à celui dans lequel les individus de ce genre présentent parfois des côtes mal accusées et beaucoup moins rapprochées.

Il y a quelques années, on n'aurait pas hésité à classer ces faits au nombre de ceux que l'on a groupés depuis longtemps sous la rubrique « mimétisme ». Mais c'est avec raison que depuis un certain temps, on s'est appliqué à démontrer que l'on avait réuni sous cette dénomination une foule de faits n'ayant pas de rapport les uns avec les autres et auxquels on avait à tort attribué une signification finaliste, ou instinctive erronée.

Je crois que pour l'instant au moins, il est plus prudent de

se borner à signaler les faits ci-dessus relatés que de chercher à en fournir une explication, même hypothétique.

Les expressions d'*isochromatisme* et d'*isomorphisme symbiotiques*, dont je me suis servi pour les désigner, signifient seulement que certains êtres vieillissant ensemble, étroitement unis, ont de la tendance à finir par se ressembler par certains caractères extérieurs. N'a-t-on pas prétendu la même chose pour les vieux époux ? Mais je ne voudrais pas que l'on pût supposer que j'ai irrévérentieusement cherché à établir une comparaison entre ce genre de symbiose et celui de l'huître et de la moule.

QUATRIÈME PARTIE

RECHERCHES SUR QUELQUES PIGMENTS NOIRS ET SUR LEUR MODE DE FORMATION

I

Action de la lumière sur la peau dépigmentée des Protées aveugles. Productions expérimentales de la pigmentation.

Les partisans de l'*origine hématique* de certains pigments sont très nombreux et la circulation elle-même ne paraît pas étrangère à leur formation, ainsi que le montrent les recherches suivantes qui doivent pour ce motif figurer au nombre de celles que j'ai faites sur les pigments animaux.

Chez *Proteus anguinus*, qui vit dans les grottes obscures de la Carniole, le tégument est absolument dépourvu de pigment, la peau est blanche, très légèrement rosée. Cette teinte légère est due au sang de l'animal, qui est resté d'un beau rouge chez ces cavernicoles. Soit dit en passant, ce fait est en opposition avec l'opinion assez généralement répandue que dans l'obscurité prolongée la proportion d'hémoglobine diminue dans le sang. L'anémie dans ces conditions doit être attribuée à d'autres causes qu'à l'obscurité ou à une influence indirecte de celle-ci.

Les yeux de ces Protées sont très peu développés, cachés sous la peau et, d'après Dufour, ne présentent aucun appareil de réfraction. Ces animaux exposés au jour se heurtent à tous les obstacles placés sur leur passage. Pourtant ils sont sensibles à la lumière et très photophobes. Quand les Protées, non pigmentés, sont laissés en repos dans l'obscurité, ils restent parfois longtemps dans une immobilité presque complète ; mais quand un rayon lumineux vient à frapper leur tégument, ils se mettent en mouvement pour échapper à cette excitation qui paraît les incommoder.

Entre le moment de l'excitation lumineuse et la réaction motrice qu'elle provoque et qui est très caractéristique, il s'écoule un certain temps qui constitue la *période latente de réaction.*

La durée de cette période latente est assez fixe. On peut s'en assurer en plaçant un Protée dans un cristallisoir entouré de papier noir et posé sur une table à l'abri des ébranlements du sol. Au-dessus du cristallisoir, où l'eau se renouvelle constamment, on place une glace inclinée à 45°, et, en face de cette glace, une lanterne à projection renfermant une lampe à gaz à régulateur. Au moyen d'un obturateur, on peut projeter subitement un rayon lumineux d'intensité constante, qui, réfléchi par la glace tombera normalement sur le tégument dorsal du Protée immobile au fond du cristallisoir. On peut également placer devant l'ouverture de la lanterne des verres colorés et des cuves à faces parallèles renfermant des solutions athermanes ou colorées.

Dans quarante-trois expériences separées par un quart d'heure de repos, la durée de la période a été en moyenne de onze secondes. Dans deux expériences seulement, la durée a excédé une minute et dans quatre autres une demi-minute.

Quel est le siège de cette sensation nettement accusée par une réaction motrice ? Si l'on promène un fin pinceau de lumière obtenu au moyen d'un photophore électrique sur le corps d'un protée, on constate que les divers points du tégument sont sen-

sibles, et plus particulièrement les régions de la queue et de la tête. La peau serait donc le siège de sensations lumineuses capables d'être perçues. Pour s'en assurer, il suffit de masquer les yeux rudimentaires du Protée, au moyen d'un épais enduit de gélatine et de noir de fumée, le seul qui adhère bien à la peau visqueuse de l'animal. Sur trente expériences chez les Protées ainsi privés de l'usage de leurs yeux embryonnaires, la réaction a fait défaut trois fois seulement, et, dans vingt-sept passages de l'obscurité à la lumière, elle s'est montrée, en moyenne, au bout de 24 secondes, c'est-à-dire au bout d'un temps très court, double cependant de celui qui a été trouvé pour les animaux normaux. L'interposition d'une cuve à alun sur le trajet des radiations lumineuses ne modifie pas sensiblement les résultats obtenus par l'éclairage direct.

Donc le Protée distingue la lumière de l'obscurité par les yeux et par la peau, mais la sensibilité dermatoptique est deux fois moindre que la sensibilité oculaire.

Action des lumières colorées. — La durée de la période de réaction pour le passage de l'obscurité à la lumière colorée a été en moyenne, pour le passage du noir au violet 25″, au bleu 23″, au rouge 16″, au vert 13″, au jaune 10″.

Ces résultats ont été obtenus avec des Protées dont les yeux étaient découverts. Les expériences comparatives faites avec les Protées à yeux couverts ont donné des résultats inconstants. Il est à noter toutefois que les animaux étaient devenus beaucoup moins sensibles. *Cette diminution de la sensibilité photodermatique coïncidait avec l'apparition d'une forte pigmentation de la peau provoquée par l'action de la lumière pendant nos expériences.*

Les chiffres que j'ai donnés plus haut ont été obtenus avec des verres qui n'étaient pas monochromatiques et n'expriment que des moyennes. Ils n'ont donc pas une valeur absolue et indiquent seulement le sens des phénomènes. Mais ces résultats ont leur importance, surtout si on les rapproche des observations plus précises que j'ai faites sur le mécanisme photoderma-

tique chez Pholas dactylus (n° 31, p. 105), car ils ne paraissent pas produits par des différences d'intensité de l'éclairage. La pigmentation diminue également la sensibilité dermatoptique chez la Pholade et c'est ce qui explique pourquoi les individus qui vivent à Tamaris-sur-Mer dans des eaux peu profondes et fortement éclairées sont beaucoup moins impressionnées par les variations de l'éclairage que ceux que l'on trouve sur les côtes de Bretagne : ils sont aussi beaucoup plus pigmentées.

Chez la Pholade, la notion d'intensité lumineuse est fournie par la plus ou moins grande amplitude de la contraction du système avertisseur, et la sensation chromatique par la plus grande rapidité de cette contraction. Il n'est pas impossible qu'il en soit de même chez le Protée, étant donné les relations morphologiques et physiologiques existant entre la rétine des vertébrés et la peau du siphon de la Pholade et vraisemblablement aussi entre la rétine et la peau du Protée. La sensibilité de la peau de certains vertébrés à la lumière n'est donc pas douteuse, et ce résultat est aussi intéressant au point de vue de l'évolution de la fonction que de son mécanisme. Mais ce qui nous intéresse surtout c'est de constater que la production du pigment cutané diminue considérablement la sensibilité photodermatique.

Pourtant cette sensibilité ne paraît pas avoir été la seule mise en jeu dans nos expériences, car, à défaut d'obscurité, nos Protées se plaçaient plus volontiers dans la lumière rouge ou dans la jaune. Or, le rouge est un excitant lent, faible de la fonction dermatoptique et le jaune un excitant rapide, énergique. La préférence en série décroissante notée chez les Protées a été la suivante : noir, rouge, jaune, vert, violet, bleu, lumière blanche. Il s'agit probablement d'une question de « mieux-être » liée à des modifications de la circulation, car chez ces animaux dépigmentés la lumière agit manifestement sur la circulation capillaire (n°s 49 et 50).

Ainsi que je l'ai indiqué plus haut, lorsque les Protées ont

séjourné pendant longtemps à l'obscurité la couleur de leur tégument est blanc rosé, mais, à la lumière, ils se pigmentent fortement et rapidement : la teinte générale du corps devient grise.

Cette pigmentation disparaît au bout de quelques jours à l'obscurité.

Il n'est pas nécessaire que l'exposition à la lumière soit de longue durée pour que la pigmentation se produise : une insolation de dix minutes peut suffire.

Mais, ce qu'il y a de plus remarquable, c'est que la formation du pigment ne coïncide pas avec le temps pendant lequel la lumière agit sur les téguments.

L'animal ayant été placé de nouveau dans l'obscurité après une courte insolation, ce n'est qu'au bout de quelques heures que l'on voit la peau brunir et l'accumulation de pigment va en augmentant pendant les deux ou trois jours qui suivent l'insolation pour décroître ensuite et disparaître dans le même temps.

On se trouve donc ici en présence d'un de ces phénomènes auxquels on a donné le nom de *phénomènes induits*. Leur existence n'avait pas encore, au moment où j'ai fait ces recherches, été signalées chez les animaux, mais seulement chez les minéraux et chez les végétaux.

Seebeck, J. Herschell, E. Béquerel ont vu les sels d'or subir une réduction se continuant à l'obscurité après une courte exposition à la lumière, Regnault, Draper ont signalé des faits analogues.

D'autre part, Wiesner a montré que la chlorophylle peut se former dans l'obscurité après l'exposition au soleil, pendant quelques instants, de végétaux qui en étaient dépourvus.

Peut-être existe-t-il entre le phénomène induit que j'ai signalé dans la peau du Protée et la formation des images persistantes dans la rétine quelqu'analogie, cela est très probable.

En maintenant un Protée dans un tube étroit parcouru par de l'eau courante et recouvert de papier noir percé de fenêtres, de façon à ne laisser tomber la lumière que sur des points loca-

lisés du tégument, j'ai obtenu, dans certains cas, une pigmentation localisée. Mais il est important de noter que ce fait n'est pas constant, car dans plusieurs expériences dans lesquelles la queue et la tête seulement avaient été exposées à la lumière, la pigmentation s'est étendue, à tout le tégument. Il peut donc y avoir une véritable irradiation, d'ordre probablement réflexe, et probablement aussi circulatoire, pour des raisons que nous indiquons plus loin.

Les radiations colorées n'agissent pas toutes sur la pigmentation comme la lumière blanche. J'ai pu laisser un Protée exposé pendant cinq jours à l'action des radiations rouges bien monochromatiques sans obtenir aucun changement de coloration de la peau.

Les radiations vertes, complémentaires du rouge, provoquent assez rapidement la formation du pigment, les radiations jaunes et bleues sont très peu actives.

L'accumulation du pigment se produit à la face inférieure d'une couche sous-épidermique présentant des striations remarquables sur les coupes transversales. Cette couche est située immédiatement au-dessus de celle qui renferme les grosses glandes mucipares. De nombreux vaisseaux capillaires se distribuent dans la zone pigmentaire et c'est surtout autour de ceux-ci que le pigment semble se déposer.

Ce fait est du même ordre que ceux que List a observés sur les tritons, dont la peau présente une grande analogie de structure avec celle du Protée.

Pour cet auteur, le pigment se formerait au dépens du sang, or, il n'est pas douteux que la lumière exerce une action manifeste sinon sur le sang lui-même, au moins sur la circulation chez le Protée. Peut-être aussi le pigment est-il formé par les noyaux des hématies ou des cellules voisines des capillaires, dont la nutrition a pu être modifiée en même temps que la circulation, cette question ne peut être complètement résolue que par de nouvelles expériences et le Protée est certainement le vertébré qui se prête le mieux à ce genre de recherches.

L'action de la lumière chez cet animal se manifeste principalement sur les branchies externes. Lorsqu'il est dans l'obscurité, les houppes branchiales, qui sont insérées de chaque côté du cou sont flasques et blanchâtres, mais dès qu'une lumière vive, celle du soleil, par exemple, vient à tomber dans l'eau où se trouvent les Protées, presqu'aussitôt on voit des branchies externes devenir turgescentes et prendre une magnifique coloration rouge sang.

La turgescence des branchies ne se produit pas dans la lumière rouge : or, on sait que celle-ci ne provoque pas non plus la formation de pigment. Il semble donc exister entre ces deux phénomènes une étroite relation.

On sait, d'autre part, que le Protée préfère l'obscurité, ou la lumière rouge à tout autre exposition ; on peut donc en conclure que les radiations colorées, autres que le rouge, exercent sur le sang ou plutôt sur la circulation et par son intermédiaire sur la nutrition générale, une action préjudiciable à l'état normal des Protées aveugles des grottes de la Carniole et que c'est pour ce motif qu'ils recherchent l'obscurité. Mais la pigmentation étant susceptible de mettre rapidement les téguments décolorés de l'animal à l'abri de l'action des radiations lumineuses que nous avons signalées, il doit en résulter une accoutumance rapide.

II

Sur quelques autres Pigments noirs.

Dans l'introduction de son ouvrage sur les pigments (n° 49) R. Horand a écrit : « la publication des recherches de M. R. Dubois « sur les pigments, faites en grande partie au laboratoire « maritime de Tamaris-sur-Mer, dont il est le fondateur-direc- « teur, et particulièrement celles qui sont relatives à la forma- « tion de la *pourpre*, ont été une véritable initiation et ont pro- « voqué d'importantes découvertes ultérieures, comme celles

« du mécanisme de la formation du noir de la seiche, des pig-
« ments des tumeurs mélaniques, etc., etc. ».

Mes recherches remontent en effet à 1902 et c'est seulement en 1903 que Gessart (n° 52) fit connaître l'action des zymases dans la formation du noir de la seiche et des tumeurs mélaniques. Les recherches de Schmidt sont plus récentes encore, puisqu'elles remontent à 1904 (n° 53).

Ces auteurs attribuent la formation du noir de seiche et du pigment mélanique des tumeurs du cheval et même de la peau du nègre à l'action des zymases, qui, dans l'espèce, seraient des zymases oxydantes : tyrosinase et laccase agissant sur un chromogène qui ne serait autre que la tyrosine.

Je n'ai pas réussi à provoquer la formation de pigment noir avec la poche du noir de la Seiche, du Poulpe, ni avec la glande péricardique pigmentaire des Pinna, en employant le procédé que j'ai décrit pour séparer la purpurase du prochromogène des organes purpurigènes des Murex et obtenir la formation du prépigment de la pourpre par leur mélange. Il m'a seulement semblé cependant que dans la formation du pigment noir des Pinna, l'oxydation jouait un rôle prépondérant. Mes essais dans cette direction ne sont pas assez nombreux ni assez avancés pour en faire figurer le compte rendu dans ce travail, nous nous proposons de les poursuivre. Il n'est pas surprenant d'ailleurs que l'oxygène intervienne, par le moyen des oxydases, dans la formation d'un certain nombre de pigments. En 1888, nous avons observé le noircissement intense de la glande lacrymale d'un chien empoisonné par la paraphénilène diamine (n° 54) et aussi montré que la glande lacrymale contient précisément une oxydase susceptible de bleuir la teinture de gayac.

Dans ses recherches sur les pigments, Horang (n° 49, p. 233 et 236) a vu à plusieurs reprises, dans la zone corticale des capsules surrénales et dans les tumeurs mélaniques, le pigment prendre naissance dans des vacuolides transformées en chromoleucites, suivant le mode que j'ai décrit pour la formation des pigments pourpres.

Dans beaucoup de circonstances, le pigment noir animal prendrait naissance par le même procédé que certains pigments noirs végétaux, c'est-à-dire par l'action d'une zymase (oxydase, thyrosinase) sur la thyrosine. Dans ces cas, il doit y avoir identité entre la nature chimique des pigments noirs animaux et végétaux en question.

A ce sujet de nouvelles recherches s'imposent, mais la voie expérimentale est nettement tracée.

CINQUIÈME PARTIE

Pigments fluorescents.

Dans ce chapitre, j'ai réuni sous le titre commun de « *pigments fluorescents* » des corps qui vraisemblablement ne constituent pas une famille chimique, ni même physiologique. Il se peut également que la substance fluorescente soit simplement mélangée, ou associée à un ou plusieurs pigments.

Au cours de mes recherches sur les pigments et sur l'action de la lumière sur les organismes, j'ai obtenu, dans certains cas, que je crois utile de signaler, des solutions ou des pseudo-solutions colorées présentant, outre un dichroïsme plus ou moins prononcé, une véritable *fluorescence*, quand on les exposait à l'action des rayons ultra-violets du spectre de l'arc électrique.

La présence de ces corps n'est certainement pas indifférente au point de vue du fonctionnement physiologique des organismes qui les possèdent, mais ce n'est guère que dans un cas que j'ai pu, mais alors très nettement, définir le rôle de la fluorescence et j'ajouterai que c'est la première fois qu'il aura été signalé et caractérisé : je veux parler de la présence de la *pyrophorine* et des substances fluorescentes chez les organismes lumineux ou photogènes. Nous ne nous occuperons pas dans ce chapitre des pigments simplement dichroïtes. Je ne désigne

sous le nom de pigments *fluorescents* que les substances animales qui deviennent lumineuses dans l'ultra violet.

La pyrophorine. — En 1885, (n° 55), au cours des recherches sur la production de la lumière par les insectes photogènes faites par moi au laboratoire de Paul Bert à la Faculté des sciences de Paris, j'ai montré qu'il existe dans les organes lumineux du pyrophore et même dans le sang, une substance fluorescente.

Comme je l'ai fait voir à diverses personnes présentes à cette époque au laboratoire (entre autres à M. le professeur Dastre et à M. Paul Regnard), si l'on écrase sur un papier noir glacé une certaine quantité de tissu photogène et qu'on le promène dans la région ultra-violette d'un spectre fourni par l'arc électrique, après que la substance photogène a cessé de briller par elle-même, on voit reparaître la lumière, mais elle est un peu moins verdâtre que les rayons émanant de l'organe chez l'animal vivant. L'acide acétique fait disparaître la fluorescence, mais l'ammoniaque la rétablit. Grâce à cette substance, les radiations ultra-violettes produites par l'organe lumineux sont en partie transformées en radiations de longueur d'onde moyenne, éclairantes, venant par conséquent s'ajouter à celles qui existent dans le spectre. Le Pyrophore produit donc, grâce au pigment fluorescent, « une lumière condensée, » résultant de la superposition des rayons ordinaires et des radiations chimiques transformées. La luminescence spéciale et l'éclat splendide, qui ont fait donner à la lumière des pyrophores le nom de « belle lumière » par tous les observateurs, sont dus à la présence de la *Pyrophorine*.

Cette découverte a été mise à profit par l'industrie qui se sert aujourd'hui de diverses substances fluorescentes pour améliorer la qualité de la lumière fournie par les procédés usuels d'éclairage et diminuer leur prix de revient.

Le point du spectre où la pyrophorine atteint sa plus grande intensité correspond aux rayons ultra-violets d'une longueur d'onde de 0.391.

La fluorescence disparaît par les vapeurs d'acide acétique; celles d'ammoniaque la font reparaître.

La pyrophorine communique à l'alcool une certaine opalescence. Il en est de même d'une substance contenue dans *Luciola italica*. L'alcool dans lequel on avait mis à macérer une grande quantité de ces insectes avait pris un aspect dichroïque à la lumière ordinaire, avec reflet bleuâtre à la lumière réfléchie; elle s'est éclairée d'une lumière bleue très pâle dans l'ultra-violet.

II. — Pigments fluorescents chez quelques animaux marins. — Les recherches que j'ai faites dans ces dernières années au laboratoire maritime de Tamaris-sur-Mer, sur les pigments des animaux marins m'ont fait découvrir la fluorescence chez un certain nombre d'entre eux (n° 56, n° 57, n° 58).

1° Chez *Marphysa sanguinea* Mont..

Quand on plonge cette belle annélide dans l'alcool, celui-ci ne tarde pas à prendre une coloration rouge vineux et un dichroïsme très manifeste.

Le macératum filtré est rouge par transparence et bleuâtre par réflexion. Il donne *une belle fluorescence bleutée analogue à celle de l'esculine* quand on le promène dans la partie ultraviolette du spectre de la lampe à arc électrique. La fluorescence disparaît si l'on ajoute de l'ammoniaque et la liqueur verdit. L'addition d'un acide ramène la coloration du macératum au rouge, mais la fluorescence ne reparaît pas. Pourtant dans les deux cas, on constate l'existence d'un certain dichroïsme. Ceci laisserait à supposer que la substance fluorescente est indépendante du pigment rouge, qui serait seulement dichroïque. Au spectroscope, on ne voit aucune bande d'absorption ni après, ni avant le traitement par l'ammoniaque ou par les acides.

La couleur rouge du liquide, qui se montre au moment où l'on plonge le ver dans l'alcool, est due à une autoacidification, car elle ne se produit pas avec les vers immergés dans un

magma de craie préparée finement pulvérisée et d'alcool, mais ce liquide filtré rougit au contact de l'air.

L'action du vide ne modifie ni la couleur, ni la fluorescence. Nous signalerons encore quelques réactions fournies par le macératum alcoolique de *Marphysa*.

L'ébullition n'altère pas la couleur.

L'ammoniaque décolore d'abord la solution rouge, puis la verdit, mais par l'exposition à l'air libre, la teinte rouge reparaît. La potasse donne un précipité vert, lequel, au bout de deux ou trois jours passe au jaune rougeâtre. Le liquide verdi par les alcalis, perd son dichroïsme. La substance verte obtenue par l'action des alcalis, diffère des propigments de la pourpre en ce qu'elle n'est pas soluble dans l'éther et le pigment rouge de *Marphysa* se distingue de celui des pourpres parce qu'il est très soluble dans l'alcool. Il est insoluble dans l'éther, très peu soluble dans le chloroforme et peu soluble dans l'eau. En somme, le pigment rouge de *Marphysa* dérive d'un chromogène rougissant par oxydation en milieu acide et verdissant sous l'action des alcalis.

Notons encore un point intéressant de l'histoire de ce pigment, qui après nos recherches reste encore bien incomplète.

Si l'on ajoute peu à peu une solution d'ammoniaque au macératum alcoolique rouge de *Marphysa*, il se fait, après qu'il s'est coloré en vert, un abondant dégagement gazeux de nature encore indéterminée. Il est curieux de noter que l'acide chlorhydrique provoque également le même dégagement d'un gaz, dont il serait fort intéressant de déterminer la nature.

Les *Marphysa sanguinea* sont assez communs dans la région de Tamaris-sur-Mer : peut-être pourrons-nous un jour compléter l'étude de leur pigment rouge et du rôle physiologique de leur belle fluorescence.

2° *Eulalia clavigera* syn. *viridis*, polychète phyllodocien assez commun également à Tamaris-sur-Mer, nous a fourni aussi d'intéressantes observations.

Ce ver, exposé à la lumière du soleil, dans l'eau de mer, émet

bientôt un pigment colorant qui donne au milieu ambiant une belle coloration rosée. L'émission de ce pigment paraît constituer un moyen de défense contre les causes entraînant une exagération des phénomènes d'oxydation, ainsi qu'une préservation contre l'action nocive de certaines radiations, et, en particulier, des radiations ultra violettes. En effet, la macération dans l'alcool à 90° de ce ver marin donne un liquide vert *nettement fluorescent*. Jules Villard (v. n° 41, p. 119) a constaté que ce pigment est réparti sous forme de grains verts, irréguliers, très serrés dans les téguments : bien qu'il donne une solution vert jaunâtre avec l'alcool et les dissolvants de la chlorophylle, l'examen spectral montre qu'il ne possède pas les bandes caractéristiques de cette dernière substance. D'ailleurs, la présence de la fluorescence suffirait à le distinguer, la chlorophylle étant simplement dichroïque.

La Bonellie, dont nous parlons plus loin, fournit aussi une émission de pigment quand on l'expose au soleil. Deux autres espèces d'annélides non encore déterminées ont, aussi donné, dans les mêmes conditions, l'une un liquide jaune avec *fluorescence laiteuse* et l'autre un liquide vert doué d'une très *faible fluorescence*. Il est probable que chez un grand nombre d'autres vers, on rencontrerait des pigments ou des substances fluorescentes, dont le rôle physiologique sera sans doute connu un jour, mais pour le moment, on est réduit aux hypothèses.

Beaucoup d'autres animaux jouissent peut-être aussi de cette propriété : en tous cas, elle n'est pas chez les êtres marins le monopole des vers : les échinodermes nous en fournissent un bel exemple.

Le macératum d'*Holothuria Forskali* dans l'alcool à 90° donne un liquide rouge brun ne présentant à l'analyse spectrale aucune bande d'absorption, mais son spectre est éteint à partir du vert. L'examen dans l'ultra-violet spectral montre une *belle fluorescence verdâtre*.

Bonellia viridis. — Ce géphyrien très abondant dans la baie de Tamaris-sur-Mer, est remarquable par sa coloration verte.

Le pigment vert qu'il produit est soluble dans l'alcool et dans divers solvants de la chlorophylle. Son spectre est, en outre, fort analogue ; en comparant des solutions alcooliques de même concentration, on trouve, d'après Jules Villard, (n° 41 p. 118).

Pour la chlorophylle	Pour la bonelline
Bande nette de 5.9 à 7.2.	Bande nette de 6.9 à 8.
Petite bande de 8.3 à 8.9.	Petite bande de 8.5 à 8.8.
Bande de 12.6 à 13.2.	Bande de 9.6 à 10.3.
	Ombre de 12.7 à 13.1.

Les ombres de la région la plus réfrangible sont à peu près les mêmes ; cependant avec la *bonelline*, on remarque une bande de 14,2 à 14,6, qui manque à la chlorophylle, et l'extinction commence à 15,2 pour la chlorophylle et à 15,6 pour la bonelline. Les spectres sont donc très analogues, mais celui de la bonelline renferme deux bandes de plus et les autres bandes ne coïncident pas absolument ; elles sont rejetées un peu à droite.

De plus, la bonelline, traitée par les acides et neutralisée, donne un spectre différent de celui de la chlorophylle semblablement traitée, comme l'a montré Sorby.

Par exemple, dit Villard, la bande de Brewster persiste si on alcalinise la solution.

Jules Villard indique encore d'autres caractères physico-chimiques distinctifs entre la bonelline et la chlorophylle. Ainsi, en évaporant légèrement la solution alcoolique de bonelline, on obtient une substance d'un noir intense. Par l'action du perchlorure de fer, la bonelline donne des colorations irisées, bleu violet, rouge, et un précipité rouge : par l'acétate d'urane, le précipité formé est vert. Avec les alcalis, la bonelline prend une teinte violacée. De plus, les dédoublements par l'essence térébenthine n'influent pas sensiblement sur le spectre. La couche d'essence avec la bonelline ne donne pas la bande nette 6.9 — 8.8 ; il n'y a qu'une bande bien nette

entre 7, 2 et 7,4 et pas d'autres bandes.

La Bonellie ne dégage pas d'oxygène à la lumière, comme l'a montré Geddes.

Donc, d'après Villard, il n'y a pas d'identification possible entre la chlorophylle et la bonelline. Ce sont deux substances de nature et de composition différentes, qui offrent une certaine analogie. Quant à l'absorption des radiations, c'est encore un exemple d'un pigment vert formé par l'animal et qui a, de plus, la particularité de présenter un pouvoir absorbant de même ordre que celui des végétaux verts. Sous ce rapport, la *bonelline est à rapprocher de la chloroyamamaïne.*

J'ai fait sur le pigment vert de la Bonellie un certain nombre de constatations, qui ne sont pas dépourvues d'intérêt, au cours des expériences que j'ai poursuivies au laboratoire de physiologie de Tamaris, pour chercher à élucider l'action de la lumière sur ce géphyrien, qui se prête admirablement à l'expérimentation.

Le macératum de Bonellie dans l'alcool à 90°, ressemble beaucoup, en effet, par la couleur, à une solution alcoolique de chlorophylle vue par transparence. A la lumière réfléchie, elle présente, comme la chlorophylle, un reflet rougeâtre, mais elle est plus dichroïque que cette dernière et l'on a pu relever les caractères distinctifs suivants.

a) Le macératum de Bonellie acidulé, prend une belle teinte bleue et le spectre montre alors : 1° une bande noire entre 7,3 et 8,3 ; 2° une bande faible entre 9,7 et 10,5 ; 3° une autre bande faible entre 14 et 15.

b) Quand on promène dans l'ultra-violet un flacon renfermant un macératum alcoolique de Bonellie, on le voit s'éclairer d'une *magnifique fluorescence rougeâtre*, ce qui ne se montre pas avec la chlorophylle. Ces deux caractères ajoutés à ceux qui avaient été signalés avant nos propres recherches tranchent définitivement la question.

En raison de la fluorescence caractéristique de ce pigment, j'ai proposé de lui donner le nom de *fluorochlorobonelline.*

On peut donc affirmer que *malgré leur grande ressemblance*

avec la chlorophylle, la fluorochlorobonelline, pas plus que la chloroyamamaïne ne doivent être confondues avec ce pigment végétal.

Nous ajouterons encore les remarques suivantes :

1° La lumière bleue et la lumière violette, après 24 heures d'exposition de la solution alcoolique, ne détruisent pas la fluorochlorobonelline et ne diminuent pas le dichroïsme. La lumière blanche (soleil) provoque complètement en deux jours au soleil, une décoloration complète. Les radiations rouges, jaunes et vertes, agissant isolément, produisent, dans le même temps, une décoloration de moyenne intensité. Le dichroïsme diminue en même temps que la coloration par l'action de la lumière ; tandis qu'il persiste, très longtemps, probablement même indéfiniment, comme celle-ci, dans l'obscurité. Le *nom de pigment fluorescent* appliqué à la fluorochlorobonelline est bien justifié, bien qu'il ne faille jamais confondre le dichroïsme avec la fluorescence, ce que l'on a eu le tort de faire trop souvent.

La Bonellie fuit la lumière intense, mais si on l'oblige à la subir, en la plaçant dans une cuvette de porcelaine blanche exposée au soleil et remplie d'eau de mer, elle ne tarde pas à s'entourer d'un nuage de fluorochlorobonelline. Cette émission se continue pendant un certain temps par un de ces curieux phénomènes que l'on désigne sous le nom de *phénomènes d'induction.* On les avait signalés chez les végétaux et chez les minéraux ; j'en ai montré l'existence chez les animaux à propos de la production du pigment sous l'influence de la lumière chez les Protées aveugles et de sa destruction chez la Bonellie.

On sait que chez la Bonellie, le pigment vert est localisé dans des sortes de papilles, qui font saillie sur la peau et qui sont disposées à des intervalles réguliers. Il est probable que sous l'influence d'une lumière très vive, ces papilles deviennent turgescentes, comme les branchies externes et les vaisseaux capillaires cutanés des Protées et qu'elles crèvent en laissant échapper le pigment. Le mécanisme de cette émission serait curieux à élucider complètement.

Comme les Bonellies fuient le bleu et le violet pour se placer de préférence dans la lumière verte jaune et rouge, il est possible que la coloration de leur pigment leur soit de quelqu'utilité, elle pourrait s'expliquer peut-être par des observations et expériences d'ordre purement physique, qui seront exposées dans les *considérations générales* relatives aux pigments (V. p. 585).

Avant nos recherches personnelles, on avait complètement négligé l'étude des pigments fluorescents ou des corps fluorescents qui accompagnent les pigments : il y a là un vaste champ d'investigation ouvert maintenant aux biochimistes et surtout aux physiologistes : leur étude s'impose d'une manière d'autant plus pressante que l'on ne sait que fort peu de chose sur l'action des rayons ultra-violets sur les organismes vivants, et cela au moment même où l'on cherche activement, mais d'une manière absolument empirique, à utiliser leur activité pour lutter contre la maladie et la mort.

SIXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les pigments sont des composés servant de passage entre les colloïdes et les cristalloïdes.

Dans l'immense majorité des cas, leur rôle est inconnu. On sait que chez les Vertébrés le pigment rouge *hémoglobine* est indispensable à la vie, pour laquelle après la fonction d'hydratation, celle de la respiration a une importance capitale. Mais ce pigment rouge a certainement d'autres fonctions que son rôle respiratoire, par exemple, de fournir d'autres pigments noirs ou verts d'origine hématique.

Chez les Invertébrés à hémoglobine, cette dernière semble jouer un rôle secondaire, supplémentaire, mais non indispensable à la vie de ces organismes. Les Vertébrés à sang froid

déjà résistent plus longtemps que les Vertébrés à sang chaud à la privation du pigment sanguin. Il s'établit ainsi dans la série une progression ascendante.

Tous les pigments rouges, même formés, comme l'hémoglobine, d'une substance protéique et de fer, n'ont pas le pouvoir respiratoire, ainsi que le montre le pigment d'*Asterias rubens*.

La fonction de ce pigment est inconnue, comme celle de beaucoup d'autres, par exemple celle du *pigment pourpre* ou mieux des *pigments pourpres*, au sujet de laquelle on n'a pu faire que des hypothèses. Le rôle social de ce pigment a été, comme on sait, considérable dans l'antiquité. C'est à lui qu'était due la prospérité de Tyr, de Sidon et d'autres villes. On lui doit également la fondation de notre grand port de guerre de Toulon, qui compte aujourd'hui plus de cent mille habitants.

L'étude de ce pigment, sur lequel on a beaucoup écrit et disserté, n'a pas seulement un intérêt historique ; elle est très importante aussi au point de vue de la physiologie et particulièrement de la physiologie générale. Elle a révélé, en effet, un nouveau rapprochement entre les animaux et les végétaux, entre les pigments pourpres et les indigos.

Mais ce qu'il y a de plus curieux, c'est que chez les animaux et chez les végétaux, le mécanisme intime, physiologique, chimique de formation de ces matières tinctoriales offre aussi les plus grandes analogies. Les pourpres et les indigos sont dus à des réactions zymasiques.

Le pigment pourpre n'est pas préformé dans la glande à pourpre, ni même dans sa sécrétion. Mais dans la glande et dans sa sécrétion, il existe une zymase isolable, la *purpurase*. Dans la sécrétion glandulaire, cette zymase se trouve en contact avec des substances *prochromogènes* ou *purpurines*.

La purpurase est la même dans toutes les espèces de mollusques pourpriers, mais les purpurines diffèrent. La zymase, en agissant sur le prochromogène, produit un *chromogène* ou des chromogènes différents suivant les espèces. Il peut s'en

former de deux sortes dans la sécrétion d'une même glande.

Suivant l'espèce, les chromogènes se transforment en pourpre, soit sous l'influence de la chaleur seule (*Murex trunculus*), soit sous l'action de la lumière (*Murex brandaris, Purpura lapillus*).

Non seulement le mécanisme de formation des indigos et des pourpres est très analogue, mais encore leurs chromogènes sont verts et la réaction, dans les deux cas, dégage des émanations fétides.

Chez les animaux, la formation zymasique n'avait pas été démontrée : sa découverte a été une initiation et a conduit à attribuer plusieurs cas de formation du pigment au même mécanisme, lequel doit être très général.

On connaît donc aujourd'hui la genèse physiologique de la célèbre couleur pourpre, qui avait tant intrigué les savants, depuis l'antiquité jusqu'à nos jours et, par elle, s'explique facilement les raisons d'être des manipulations empiriques des teinturiers pourpriers d'autrefois.

Avec la purpurase et la purpurine on peut sensibiliser des papiers et des étoffes susceptibles de fournir des *purpurophotographies* présentant certaines particularités intéressantes.

Le mécanisme de la sécrétion elle-même est également connu à présent. Il est le même que celui de la *sécrétion photogène* de *Pholas dactylus*. Mais tandis que l'une (*Murex brandaris*) absorbe des rayons lumineux pour produire de la couleur, l'autre (*Pholas dactylus*) émet des radiations lumineuses. Pourtant les glandes à pourpre et les glandes photogènes de ces Mollusques sont des organes homologues : les unes et les autres sont des glandes hypobranchiales.

Dans les deux cas, ces glandes sont formées par l'agglomération d'éléments glandulaires mérocrines, dont le fonctionnement est très curieux et montre bien quel rôle important joue la contractilité dans la sécrétion glandulaire. Ces éléments sont des cellules caliciformes ciliées, dont la partie profonde se continue par un segment contractile, qui les

prolonge et les rapproche des éléments myoépithéliaux, et peut-être même des éléments neuromyoépithéliaux.

Dans le produit sécrété, on peut voir au microscope des granulations qui se gonflent au contact de l'eau et se transforment en *vacuolides*. C'est dans les vacuoles de ces vacuolides que prennent naissance les granulations pigmentaires.

Les granulations qui existent toujours dans la purpurase, préparée par le procédé classique et séchée, se gonflent également dans l'eau et prennent la forme de vacuolides. Mises en contact avec des prochromogènes purpuriques, ces granulations deviennent les centres de formation des granulations pigmentaires, comme cela se passe dans le mucus à la sortie de la glande.

Ainsi qu'il a été dit plus haut, on n'a pu faire que des hypothèses plus ou moins plausibles au sujet du rôle physiologique de la pourpre et de son utilité pour les animaux qui la produisent. Il n'en est plus de même pour le mucus qui lui donne naissance. Celui-ci renferme un *venin* paralysant, servant à capturer et immobiliser les proies, dont se nourrissent les Murex.

Nos recherches sur les *matières naturelles colorantes des soies* montrent, comme celles que nous avons faites sur la pourpre, que les pigments animaux peuvent présenter les plus grandes analogies avec les pigments végétaux sans pourtant pouvoir être identifiés avec eux, de même que le glycogène animal n'est pas identifiable à l'amidon végétal. La matière colorante jaune des soies a beaucoup d'analogies avec la xanthophylle et avec la carotine et la matière verte de la soie du *Bombyx yama-maï* avec la chlorophylle, mais ces pigments animaux ne sont pas identiques aux pigments végétaux : il n'y a que des analogies. Il est vraisemblable que leur mode de formation est aussi très analogue et peut être également zymasique. Dans la glande à soie du Bombyx yama-maï, il y a un chromogène qui verdit à la lumière.

Avant nos recherches, on ne savait que très peu de choses

sur les matières colorantes des soies. Elles nous ont conduit, entre autres résultats, à l'invention d'un procédé pratique très simple de décoloration des soies.

Il existe aussi des pigments bleus dans les soies jaunes et vertes.

A propos de *pigments bleus*, j'ai signalé un singulier cas d'*isochromatisme symbiotique*, dont le mécanisme et les conséquences ne sont pas expliqués.

Les résultats obtenus avec les protées aveugles et dépigmentés des grottes de la Carniole mettent en évidence l'action de la lumière sur la pigmentation noire de la peau, sur son mode d'action, ainsi que le rôle physiologique de la pigmentation cutanée, sur les phénomènes d'induction chez l'animal, etc.

J'ai appelé l'attention sur l'existence inconnue avant mes recherches, des *pigments fluorescents*.

Dans le cas du *Pyrophorus noctilucus*, le rôle du pigment fluorescent que j'ai appelé *pyrophorine*, a été découvert par moi en 1885 ; il sert à transformer des radiations obscures en radiations lumineuses, mais la fonction des autres pigments fluorescents, dont j'ai constaté l'existence chez un certain nombre d'animaux marins nous est inconnue. Il est vraisemblable qu'elle est en rapport avec l'action sur les organismes des rayons ultra-violets ou chimiques, contenus dans la lumière, mais nous n'en pouvons dire davantage. Il y a là tout un nouveau champ d'études.

En raison de l'abondance et de la grande variété des pigments colorés chez les animaux et chez les végétaux, on est en droit de penser que leur importance physiologique est grande, mais, je le répète, dans la plupart des cas, on est réduit à faire des hypothèses.

En ce qui concerne les animaux marins surtout, on en peut faire une particulièrement suggestive, mais ce n'est qu'une hypothèse.

En plongeant des tubes à essais ordinaires contenant des solutions présentant les diverses teintes du spectre solaire

dans de l'eau douce ou de l'eau de mer contenue dans une cuve de verre à faces parallèles et en exposant le tout au soleil, de façon à ce que ces rayons tombent normalement sur ces tubes, on constate les faits suivants : au bout de trois-quarts d'heure ou d'une heure, on voit apparaître en nombre inégal des bulles gazeuses à la surface extérieure des tubes ; elles ne sont pas de même grosseur sur tous les tubes, sur ceux qui renferment des matières colorantes vertes (vert-lumière, chlorophylle, chlorure de nickel), les bulles sont plus petites et plus nombreuses que sur les autres et elles apparaissent plus tôt. A un moment donné, les bulles peuvent arriver à se toucher : il en résulte alors un dégagement partant de la paroi du tube et simulant absolument celui qui se fait à la surface d'algues vertes plongées dans de l'eau et exposées au soleil. Ce phénomène a pu être photographié et les photographies en ont été présentées à l'Académie des sciences par M. Lippmann. Il paraît dû à l'absorption plus grande des radiations calorifiques par le vert, d'où dégagement plus rapide sur la paroi du tube le plus échauffé par la lumière solaire (n° 61).

Ce phénomène physique intervient probablement dans le dégagement des bulles gazeuses que l'on observe à la surface des végétaux immergés et peut faire croire que toutes les bulles gazeuses sont dégagées par la décomposition de l'acide carbonique. Nous avons montré que dans certains cas, il n'y avait aucune relation entre la quantité de ces gaz et celle de l'acide carbonique du milieu ambiant, qui semble alors ne jouer qu'un rôle d'amorce (n° 60). Sous ce rapport, comme sous beaucoup d'autres d'ailleurs, la fonction du pigment chlorophyllien appelle de nouvelles recherches.

Il est possible que les pigments colorés aient une influence sur les échanges respiratoires cutanés chez les animaux aquatiques surtout; mais il est évident que de nouvelles recherches s'imposent dans cette direction : là encore, il y a un vaste champ ouvert aux chercheurs. Mais dans ce travail, j'ai eu surtout en vue de grouper et de coordonner des résultats d'ob-

servation et d'expérimentation que de proposer des explications théoriques.

Tamaris-sur-Mer, le 1er *novembre*, 1909.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. — **1906**. Dedekind (A.). Ein beitrag zur Purpurkunde (*Berlin, Mayer u. Müller*).
2. — **1875**. Negri (A. et G. de). Studi spectroscopici e chimici sulle materie colorante de alcuni molluschi del mare Ligure (*Atti della Universita de Genova*).
3. — **1869**. Teissier (O.). Histoire de Toulon au moyen âge (Paris).
4. — **1902**. Vidal (R.). Fabrication de la pourpre romaine à Toulon (*Toulon*).
5. — **1904**. Mangin (J.). Toulon, sa rade, son port, son arsenal, son ancien bagne (*Toulon*).
   Thesaurus antiquatum romanorum (VIII, p. 1396).
6. — **1896**. Dedekind (A.). Sur la fausse pourpre des anciens (*Arch. Zool. exp., vol. IV*, 3e *sér., notes et revues, n*o 5).
7. — **1896** *a*. Lacaze-Duthiers (H. de). Note sur la couleur de la pourpre tirée des Mollusques (*Arch. Zool. exp. et gén.*, 3e *sér., vol. IV, p.* 471.)
8. — **1859** *b*. Lacaze-Duthiers (H. de). Anatomie de la glande à pourpre du *Purpura lapillus* (*Ann. sc. nat. Zool. vol. XII.*, 4e *sér.*).
9. — **1890**. Bernard (F.). Recherches sur les organes palléaux des gastéropodes prosobranches (*Ann. sc. nat. Zool. vol. IX*).
10. — **1890** *a*. Letellier (Augustin). Recherches sur la pourpre produite par le *Purpura lapillus* (*Arch. Zool. exp.* n° 3, 2e *sér. vol., VIII*).
11. — **1907**. Friendlaender (P.). Zur Kenntnis der Farbstoffs des antikenpurpurs aus *Murex brandaris* (*Aus den sitz. der k. akad. der Wissensch, in Wien. Math-ratiow. Klasse; Bd. CXVI, abt. II, b., Juni*).
12. — **1903**. Dubois (Raphaël). Sur le venin de la glande à pourpre des Murex (*Bull. Soc. biol. vol. LV, p.* 81).
13. — **1907**. Roat (H.-E.) and Niedenstein. The physiological action of extract of the hypobranchial gland of purpura lapillus (*Journ. physiol., vol. XXVI. From the proceedings of physiological Society, june* 22, *et Siebenter internationaler physiologen Congress, Heidelberg, août*).

14. — **1897**. Vincent (*V. The Journal of physiol. Vol. XXI, Proceedings of physiol. Vol., XXI, et Proc. Roy. Soc., Vol. LXI, p.* 64).

15. — **1907**. Dubois (Raphaël). *Adrénaline* et *purpurine* (*Bull. Soc. biol. Vol. LXII, p.* 636).

16. — **1892**. Alezais et Arnauld (F.). Recherches expérimentales et critiques sur la toxicité de la substance des capsules surrénales (*Travaux de physiologie expérimentale du laboratoire de M. le Professeur Livon, Paris, J.-B. Ballière et fils*).

17. — **1906**. Livon et Briot (*V. Journ. physiol. et path. gén.*, 1er janvier).

18. — **1902**. Dubois (Raphaël). Sur le mécanisme intime de la formation de la pourpre chez *Murex brandaris* (*Bull. Soc. biol. Vol. LIV, p.* 82 83).

19. — **1902**. Dubois (Raphaël). Sur le mécanisme de formation de la pourpre (*C. R. Ac. Sc. Vol. CXXXIV, p.* 245-247).

20. — **1908**. Horand (René). Contribution à l'étude des pigments (Lyon).

21. — **1906**. Lehmann. Fliessende Kristalle und Organismen (*Arch. für entwiclungsmechanik der Organismen, Vol. XXI., Helft* 3, *Leipzig*).

22. — **1902**. Dubois. (Raphaël). Sur la physiologie de l'organe purpurigène du *Murex brandaris* et du *Murex trunculus* (Bull. Soc. biol., Vol. LIV, 7 juin, p. 657-58).

23. — **1906**. Gradenwitz. La vie apparente chez les cristaux mous (*Rev. gén. sc.* 31, *juillet*).

24. — **1903**. Dubois (Raphaël). Sur la purpurase du purpura, à propos d'une note de M. Augustin Letellier (*Bull. Soc. biol. Vol. LV, p.* 82).

25. — **1903**. Dubois (Raphaël) Sur la formation de la pourpre de *Purpura lapillus* (*C. R. Ac. Sc. Vol. XXXVI, p.* 117-118).

26. — **1907**. Dubois (Raphaël). Action des microbioïdes sur la lumière polarisée : fibrilles striées musculoïdes et cristaux liquides biréfringents extraits de *Murex brandaris* (*Bull. Soc biol. Vol. LXII, p.* 243).

27. — **1907**. Dubois (Raphaël). Sur les microbioïdes de la glande à pourpre du *Murex brandaris* : leurs transformations et la formation de pigment dans les vacuolides (*Bull. Soc. biol. Vol. LXII, p.* 435).

28. — **1907**. Dubois (Raphaël). Nouvelles recherches sur la pourpre du *Murex brandaris*. Action des lumières colorées, teinture, purpuro-photographies (*Bull. Soc. biol. Vol. LXII, p.* 718).

29. — **1902**. Letellier (Augustin). Recherches sur le mécanisme intime de la formation de la pourpre chez *Purpura lapillus*. (*Notes et revues, Arch. Zool. exp. et gén.*, 3e *série, Vol. X.* nº 3).

30. — **1903**. Letellier (Augustin) *Notes et revues, Arch. Zool. exp. et gén.* nº 2, 4e *série, I*).

31. — **1892**. Dubois (Raphaël). Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle (*Ann. de l'Université de Lyon*, Vol. II, 2e fasc., p. 22 et 23).

32. — **1886**. Dubois (Raphaël). Les Elatérides lumineux (*Bull. Soc. Zool. Fr. Paris*).

33. — **1898**. Dubois (Raphaël). (*Leçons de physiologie générale et comparée, Paris, Masson éd.*).

34. — **1906**. Dubois (Raphaël). Les vacuolides (*Bull. Soc. biol., Vol. LX, p.* 256).

35. — **1903**. Fischer (G.). Vergleichende chemische physiologie der Niederen Tiere (*Iéna*).

36. — **1907**. Dubois (Raphaël). Nouvelles recherches sur la pourpre du Murex brandaris. Action des lumières colorées, teintures, purpurophotographies (*Bull. Soc. biol. vol. LXII, p.* 178).

37. — **1900**. Dubois (Raphaël). Sur le pigment rouge de l'*Asterias rubens* (*Ann. de la Soc. linnéenne de Lyon*).

38. — **1900**. Dubois (Raphaël). Action de l'oxyde de carbone sur les invertébrés à sang rouge (*Ann. de la Soc. linnéenne de Lyon*).

39. — **1883**. Dubois (Raphaël). Sur le pouvoir respiratoire du fœtus, en colloboration avec M. Regnard (*Bull. Soc. biol.*).

40. — **1889-1890**, Dubois (Raphaël). Recherches préliminaires sur les principes colorants immédiats de la soie verte du *Saturnia Yama- mai*, avec 1 pl. en couleur (*Travaux du laboratoire d'études de la soie de Lyon*).

41. — **1907**. Villard (Jules). Etude de physiologie comparée sur le pigment chlorophyllien chez les végétaux et les animaux, *A. Rey, édit. Lyon.*

42. — **1904**. Dubois (Raphaël). Sur la coloration naturelle des soies (*Bull. Soc. biol.* Vol. LVII, p. 201).

43. — **1906**. Dubois (Raphaël). Sur la coloration naturelle de la soie verte (*Bull. Soc. biol.* Vol. LXI, p. 614).

44. — **1907**. Dubois (Raphaël). Sur la coloration naturelle de la soie verte (*Bull. Soc. biol.*, Vol. LXII, p. 52).

45. — **1907**. — Note relative à la soie verte du Yama-maï (*Bull. Soc. biol.* Vol. LXII, p. 365).

46. — **1903**. Dewitz. Coloration brune des cocons (*Zool. Anz.* Vol. XXVII).

47. — **1889-1890**. Dubois (Raphaël). Sur les propriétés des principes colorants de la soie jaune et sur leurs analogies avec la carotine végétale (*Travaux du laboratoire d'études de la soie de Lyon*).

48 — **1889-1890**. Dubois (Raphaël). Sur un nouveau procédé de décoloration de la soie jaune (*Travaux du laboratoire d'études de la soie de Lyon*).

49. — **1908**. Horand (R.-D.). Contribution à l'étude des pigments (*Thèse de doctorat d'Université de la Faculté des Sciences de Lyon*).

50. — **1890**. Dubois (Raphaël). Sur les perceptions des radiations lumineuses par la peau des Protées aveugles des grottes de la Carniole (*C. R. Ac. Sc.* Vol. CX, p. 359).

51. — **1892**. Dubois (Raphaël). Quelques faits relatifs à l'action de la lumière sur les Protées aveugles des grottes de la Carniole (*Ann. Soc. lin. Lyon*, 8 *février*).

52. — **1903**. Gessart (M. C.). Sur les oxydases des Seiches (*C. R. Ac. Sc.*, 9 *mars.*).

53. — **1904**. Schmidt (Ch.). Peau, ferments oxydants et réducteurs (*Bull. Soc. biol., p.* 678).

54. — **1888**. Dubois (Raphaël) et Vignon. Etude préliminaire sur l'action physiologique de la para et de la meta-phénylène diamine (*C. R. Ac. Sc. Vol. CVIII, p.* 533 *et Arch. physiol.*).

55. — **1886**. Dubois (Raphaël). Contribution à l'étude de la production de la lumière chez les êtres vivants : les Elatérides lumineux (*Thèses de la Faculté des Sciences de Paris et Bull. de la Soc. Zool. de France, Paris*).

56. — **1906**. Dubois (Raphaël). Sur la présence de certaines substances fluorescentes chez quelques animaux invertébrés (*Bull. Soc. biol.* Vol. LXI, p. 675).

57. — **1906** Dubois (Raphaël). Sur la présence de certaines substances fluorescentes chez quelques animaux marins (*Congrès de l'A. F. A. S, Lyon*).

58. — **1907**. Dubois (Raphaël). Action de la lumière sur le pigment vert fluorescent de *Bonellia viridis* et sur l'émission de pigments par certains vers marins exposés à la lumière solaire (*Bull. Soc. biol.* Vol. LXII, p. 654).

59. — **1909**. Dubois (Raphaël). Isochromatisme et isomorphisme symbiotiques chez certains mollusques lamellibranches marins. (*Bull. Inst. gén. psych., Paris.*)

60. — **1907**. Sur le mécanisme intime de la fonction chlorophyllienne. (*Bull. de la Soc. biol. p.* 116, *LXII*,).

61. — **1908**. Influence de la lumière sur le dégagement et sur l'orientation des molécules gazeuses en dissolution. (*Note présentée par M. Lippmann, V. C R. Ac. des Sc.*).

INDEX ALPHABETIQUE DES MATIÈRES

5e SÉRIE, TOME II

Acinétiens (Sur la symétrie et l'orientation morphologique des embryons d' —) (voir COLLIN), N. et R., p. XXXIV.

Amphipodes (Première série). Biospéologica XII (voir CHEVREUX), p. 27.

Arago (Bibliothèque du laboratoire —), N. et R., p. XX et XLI.

Bibliothèque du Laboratoire Arago. Mémoires et volumes isolés.

Lettre S (suite). — N. et R., p. XX et XLI.

BIOSPEOLOGICA.

XII. — Amphipodes (1re série) (voir CHEVREUX), p. 27.

Bruntz (L.). Sur les néphroyctes des Orthoptères et la dénomination de cellules péricardiales, N. et R., p. XVII.

Cellules épithéloïdes et myoïdes du thymus des Reptiles (voir DUSTIN), p. 43.

Cellules péricardiales (La dénomination des —) (voir BRUNTZ), N. et R., p. XVII.

Chevreux (E.). Amphipodes (Première série). Biospeologica XII, p. 27.

Coccidie (Une nouvelle — et un nouveau parasite de la Tanche, *Coccidium Rouxi* n. sp., *Zoomyxa Legeri* n. g., n. sp.) (voir ELMASSIAN), p. 229.

Coccidium Rouxi n. sp., nouvelle Coccidie de la Tanche (voir ELMASSIAN), p. 229.

Coléoptères (Contribution à l'étude du sang des —) (voir HOLLANDE), p. 271.

Collin (B.). Sur deux formes nouvelles d'Infusoires discotriches, N. et R., p. XXI.

Collin (B.). Sur la symétrie et l'orientation morphologique des embryons d'Acinétiens, N. et R., p. XXXIV.

Corps de Hassal du thymus des Reptiles (voir DUSTIN), p. 43.

Dubois (R.). Recherches sur la Pourpre et sur quelques autres pigments animaux, p. 471.

Dustin (A.-P.). Contribution à l'étude du thymus des Reptiles. Cellules épithéloïdes, cellules myoïdes et corps de Hassal, p. 43.

Elmassian (M.). Une nouvelle Coccidie et un nouveau parasite de la Tanche, *Coccidium Rouxi* n. sp., *Zoomyxa Legeri* n. g., n. sp., p. 229.

Europe (La variation et la spécification des *Tropidonotus* d' —) (voir ROULE), N. et R., p. I.

Hallez (P.). La Sagitta du Portel (*Sagitta enflata* Grassi, var.), N. et R., p. XXIX.

Hollande (A.-Ch.). Contribution à l'étude du sang des Coléoptères, p. 271.

Infusoires discotriches (Sur deux formes nouvelles d' —) (voir COLLIN), N. et R., p. XXI.

Marceau (F.). Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparées des muscles adducteurs des Mollusques acéphales, p. 295.

Mollusques acéphales (Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparées des muscles adducteurs des —) (voir MARCEAU), p. 295.

Muscles adducteurs des Mollusques acéphales (Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparées des —) (voir MARCEAU), p. 295.

Néphrocytes des Orthoptères (voir BRUNTZ), N. et R., p. I.

Orthoptères (Sur les néphrocytes des —) (voir BRUNTZ), N. et R., p. XVII.

Osmia (Etude biologique comparative sur quelques espèces d' —) (voir POPOVICI-BAZNOSANU), p. 1.

Pigments animaux (Recherches sur la pourpre et sur quelques autres —) (voir DUBOIS), p. 471.

Popovici-Baznosanu (A.). Etude biologique comparée sur quelques espèces d'*Osmia*, p. 1.

Pourpre (Recherches sur la —) (voir DUBOIS), p. 471.

Reptiles (Contributions à l'étude du Thymus des —) (voir DUSTIN), p. 43.

Roule (R.). La variation et la spécification des *Tropidonotus* d'Europe, N. et R., p. I.

Sagitta du Portel (*Sagitta enflata* Grassi, var.) (voir HALLEZ), N. et R., p. XXIX.).

Sang (Contribution à l'étude du — des Coléoptères) (voir HOLLANDE), p. 271.

Tanche (Une nouvelle Coccidie et un nouveau parasite de la —, *Coccidium Rouxi* n. sp., *Zoomyxa Legeri*, n. g., n. sp.) (voir ELMASSIAN), p. 229.

Thymus des Reptiles (voir DUSTIN), p. 43.

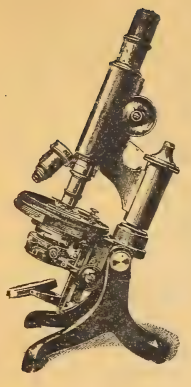
Tropidonotus (La variation et la spécification des — d'Europe) (voir ROULE), N. et R., p. I.

Zoomyxa Legeri n. g., n. sp., nouveau parasite de la Tanche (voir ELMASSIAN), p. 229.

On peut se procurer à la librairie Reinwald, 61, rue des Saints-Pères, Paris-vi^e^, les mémoires isolés à partir du tome I de la 4e série jusqu'au tome VII. Ceux parus dans les tomes VIII et suivants sont mis en vente à la librairie A. Schulz, 3, place de la Sorbonne, Paris-v^e^. Voici le prix pour ceux parus dans les tomes I, II et III :

	Prix fr.	c.
P. BOUIN et P. ANCEL. — Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. 87 p., 4 fig., 3 pl. doubles dont deux en couleurs (1903)...	9	»
P. BOUIN. — Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*. 34 p., 2 pl. dont une double (1905).....	4	50
P. BOUIN et P. ANCEL. — La glande interstitielle du testicule chez le Cheval. 44 p., 1 pl. simple en couleurs et 2 doubles en couleurs (1905).....	7	»
L. BOUTAN. — Les perles fines. Leur origine réelle. 44 p., 7 fig., 1 pl. double (1904).	4	50
L. BRASIL. — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire. 165 p., 24 fig., 5 pl. dont deux en couleurs (1904).....	12	»
L. BRASIL. — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. 22 p., 2 fig., 1 pl. simple (1905).....	2	»
E. BUGNION et N. POPOFF. — La spermatogénèse du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm.). 51 p., 4 pl. doubles (1905).....	10	»
G. CHICHKOFF. — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy 9 pl., 1 pl. (1903).....	1	25
L. CUÉNOT. — L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes. 15 p., 1 pl. double en couleurs (1905).....	2	50
Y. DELAGE. — Sur les mouvements de torsion de l'œil. 36 p., 1 fig., 5 pl. doubles (1903).....	6	50
Y. DELAGE. — Élevage des larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*. 16 p., 12 fig., 1 pl. et : La parthénogenèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires. 4 p. (1904).....	3	»
A. DRZEWINA. — Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. 194 p., 9 fig., 1 pl. double en couleurs (1905).....	9	50
L. FAUROT. — Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies. 42 p., 14 fig., 4 pl. (1903).....	6	50
J. GAUTRELET. — Les pigments respiratoires et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur. 143 p. (1903).....	4	50
F. GUITEL. — Descriptions comparatives des *Lepadogaster bimaculatus* Pennant et *microcephalus* Brook. 138 p., 11 fig., 1 pl. en couleurs (1904)...	8	»
P. HALLEZ. — Observations sur le parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez *Bougainvillia*. 12 p., 1 pl. (1905).....	1	50
A. de KOROTNEFF. — Résultat d'une expédition zoologique au lac Baïkal pendant l'été de 1902. 26 p., 12 fig., 1 c. (1904).....	3	»
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites, avec la description des Diplopodes par H. W. Brölemann. 53 p., 24 fig. (1904).....	5	50
L. LÉGER et O. DUBOSCQ. — Notes sur les Infusoires endoparasites. — I. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq parasite d'*Audouinia tentaculata*. — II. *Opalina saturnalis* Léger et Duboscq parasite de *Box boops* L. 20 p., 3 fig., 1 pl. (1904).....	2	50
P. MARCHAL. — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. 80 p., 5 pl. doubles dont 4 en couleurs (1904).....	12	50
P. MITROPHANOW. — Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies. 27 p., 39 fig. (1903).....	5	»
S. MOTZ-KOSSOWSKA. — Contributions à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale. — I. Hydraires gymnoblastiques. 60 p., 13 fig., 1 pl. double (1905).....	5	50
D.-N. VOINOV. — La spermatogénèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. 99 p., 6 fig., 5 pl. (1903).....	9	»

Pour les volumes suivants les prix des mémoires sont indiqués sur la couverture.



MICROGRAPHIE - BACTERIOLOGIE

E. COGIT & Cie

36, Boulevard Saint-Michel, Paris

CONSTRUCTEURS D'INSTRUMENTS ET D'APPAREILS POUR LES SCIENCES

Ateliers et Magasins d'expédition : 25, rue Denfert-Rochereau

Dépôt pour la France des Microscopes E. Leitz

Microtomes MINOT et Microtomes de toutes marques. — *Produits chimiques et colorants spéciaux pour la Micrographie et la Bactériologie.* — Dépôt des Produits de GRUBLER et Cie, de Leipzig. — Etuves à culture, Autoclaves, Installations complètes de Laboratoires, Milieux de cultures stérilisés. — Nouveaux appareils LATAPIE pour la séparation du Sérum du sang.

Nouvel appareil microphotographique COGIT

Téléphone 812-20

Impressions Artistiques

PHOTOTYPIE

J. BIENAIMÉ

REIMS

Illustration d'Ouvrages d'Art et de Science

Diplômes — Catalogues — Programmes

CARTES POSTALES

FONTENAY-AUX-ROSES (SEINE) — IMP. L. BELLENAND

THE LIBRARY SMITHSONIAN INSTITUTION

THE LIBRARY SMITHSONIAN INSTITUTION

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01353 4565